ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

5

МАЙ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 581.9(08+09)

А. П. Хохряков

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ И ИХ РОЛЬ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ[1]

A. P. KHOKHRYAKOV. TAXONOMIC SPECTRA AND THEIR ROLE IN COMPARATIVE FLORISTICS

Рассматриваются потенциальные возможности и перспективы применения метода анализа таксономических (в первую очередь семейственно-видовых) спектров для целей анализа флор различного ранга. Предложена система типизации флор Палеарктики по составу и структуре первых 2 триад ранжированного семейственно-видового спектра. Возможности предложенного метода демонстрируются на материале анализа флор Аджарии, Колымского нагорья, Горного Крыма и Алтая.

Ключевые слова: таксономические спектры, ведущие семейства, ранг семейства, триада семейств, флороценотип, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, Голарктика, Аджария, Колымское нагорье.

Таксономические спектры, т. е. списки ведущих таксонов, ранжированные по числу видов в порядке убывания, являются первым этапом всякого флористического анализа. Но что они дают исследователям, что выражают? Как показал опыт (Толмачев, 1974, 1986; Шмидт, 1980), легче, вероятно, ответить на противоположный вопрос: чего они ***не выражают***.

Очевидно, что они не отражают никаких основных особенностей **растительности**: ни обилия видов, ни их значимости, ни активности. Даже в области господства темнохвойной тайги сем. *Pinaceae* никогда не занимает места ни в ведущей десятке семейств, ни даже в двадцатке, а в области господства широколиственных лесов аналогичное положение складывается для сережкоцветных.

Не отражают эти спектры и взаимоотношений популяций таксонов в реальных ландшафтах, ибо, как правило, в одинаковой мере учитывают как широко распространенные и/или активные, так и узкоэндемичные либо единично встречающиеся виды. Не учитывают они и пространственных ситуаций, взаиморасположения различных формаций друг относительно друга, что имеет особенно большое значение для горных территорий. Что могут нам дать списки семейств или родов для всего Кавказа или всей Средней Азии, если в них «смешаны» флоры равнинных территорий и высокогорий, субтропических низменностей и бореальных поясов?

Встает вопрос: не стóит ли сконцентрировать свои усилия на таксономическом анализе ценофлор, флороценотипов, а также отдельных формаций и других единиц растительности. Всем этим единицам присуща гораздо бóльшая степень флористической целостности, нежели «флорам» в обычном понимании (в пользу чего свидетельствуют и принципы флористической классификации растительности по правилам школы Браун-Бланке), и, казалось бы, таксономический анализ ценофлор и флор формаций имеет больше смысла, чем анализ перечней видов, выявленных для неких избранных территорий (в особенности искусственно ограниченных административными рубежами). Однако именно такие «флоры» публикуются во все большем числе (от «флор» отдельных государств до «флор» окрестностей какого-либо населенного пункта), их анализ (в том числе и таксономический) общепринят, и приходится примириться с тем, что спектры таких «флор» в общем случае отражают лишь число

[1] Рукопись подготовил к печати И. Б. Кучеров (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН).

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства мировой флоры (не менее чем с 700 видами в каждом; Тахтаджян, 1987)

№	Семейство	Число видов	№	Семейство	Число видов	№	Семейство	Число видов
1	*Asteraceae*	25000	26	*Araceae*	2500	51	*Polygonaceae*	1000
2	*Orchidaceae*	25000	27	*Annonaceae*	2300	52	*Myrsinaceae*	1000
3	*Poaceae*	11000	28	*Cactaceae*	2200	53	*Primulaceae*	1000
4	*Fabaceae*	9000	29	*Bromeliaceae*	2100	54	*Begoniaceae*	1000
5	*Euphorbiaceae*	7500	30	*Aizoaceae*	2000	55	*Sterculiaceae*	1000
6	*Rubiaceae*	7000	31	*Boraginaceae*	2000	56	*Campanulaceae*	950
7	*Cyperaceae*	5600	32	*Ranunculaceae*	2000	57	*Hypericaceae*	950
8	*Scrophulariaceae*	5000	33	*Caryophyllaceae*	2000	58	*Polygalaceae*	900
9	*Melastomataceae*	4500	34	*Sapindaceae*	2000	59	*Rhamnaceae*	900
10	*Myrtaceae*	4000	35	*Iridaceae*	1800	60	*Fagaceae*	900
11	*Liliaceae* s. l.	3600	36	*Convolvulaceae*	1700	61	*Violaceae*	900
12	*Lamiaceae*	3500	37	*Chenopodiaceae*	1600	62	*Oxalidaceae*	900
13	*Rosaceae*	3350	38	*Malvaceae*	1600	63	*Amaryllidaceae*	900
14	*Ericaceae*	3300	39	*Rutaceae*	1600	64	*Amaranthaceae*	900
15	*Brassicaceae*	3200	40	*Crassulaceae*	1500	65	*Celastraceae*	860
16	*Piperaceae*	3000	41	*Apocynaceae*	1500	66	*Araliaceae*	850
17	*Asclepiadaceae*	3000	42	*Moraceae*	1400	67	*Urticaceae*	850
18	*Lauraceae*	3000	43	*Meliaceae*	1350	68	*Loranthaceae*	850
19	*Apiaceae*	3000	44	*Lobeliaceae*	1300	69	*Capparaceae*	850
20	*Cesalpiniaceae*	3000	45	*Zyngiberaceae*	1300	70	*Pandanaceae*	800
21	*Mimosaceae*	3000	46	*Flacourtiaceae*	1250	71	*Sapotaceae*	800
22	*Verbenaceae*	3000	47	*Malpighiaceae*	1200	72	*Bignoniaceae*	800
23	*Arecaceae*	3000	48	*Eriocaulaceae*	1200	73	*Geraniaceae*	750
24	*Solanaceae*	2900	49	*Proteaceae*	1050	74	*Alliaceae*	750
25	*Acanthaceae*	2500	50	*Gentianaceae*	1050	75	*Passifloraceae*	700

видов, зарегистрированных в тех или иных таксонах, безотносительно роли этих видов в растительном покрове избранной территории.

Ниже рассмотрим, может ли все же анализ семейственно-видовых спектров тем или иным способом (в том числе искусственно) отграниченных территорий иметь значение для флористики и каково оно.

А. И. Толмачев (1974) призывал нас «сравнивать сравнимое». Но, как отметил В. М. Шмидт (1980), в отношении таксономических спектров это правило действует не так жестко, как в отношении «естественных флор», что признавал и сам Толмачев (1986). На первый взгляд, нет никакого смысла сравнивать спектры, скажем, Австралии и Московской обл., но достаточно интересно сравнить этот последний со спектром Европейской России в целом на предмет типичности (несмотря на разницу в протяженности территории). Вообще сравнение разновеликих, но включающих друг друга флор, как кажется автору, имеет больше смысла, нежели равновеликих, но удаленных.

При сравнении «ниже-» и «вышестоящих» флор вторые подразумеваются как некий идеал (эталон) для первых. Самым высшим же эталоном для всех флор Земли является, конечно, семейственно-видовой спектр флоры всего земного шара. Первые его 75 семейств (из 533; по: Тахтаджян, 1987) приведены в табл. 1. Исключив из этой таблицы американские и «южнополушарные» семейства и сильно понизив в ранге тропические, получим «эталонный» список семейств для Голарктического царства (табл. 2). Сравнивая с ним семейственно-видовой спектр флоры бывшего СССР (Малышев, 1972), мы видим, что отличаются они не слишком радикально. Первые 3 семейства в обоих случаях одинаковы, а первые 10 семейств спектра Голарктичес-

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства Голарктики

№	Семейство	Ранг	№	Семейство	Ранг	№	Семейство	Ранг
1	*Asteraceae*	1	16	*Boraginaceae*	13	31	*Rhamnaceae*	—
2	*Poaceae*	3	17	*Ranunculaceae*	12	32	*Fagaceae*	—
3	*Fabaceae*	2	18	*Caryophyllaceae*	9	33	*Violaceae*	—
4	*Cyperaceae*	11	19	*Chenopodiaceae*	14	34	*Saxifragaceae*	—
5	*Scrophulariaceae*	10	20	*Rutaceae*	—	35	*Araliaceae*	—
6	*Lamiaceae*	4	21	*Lauraceae*	—	36	*Urticaceae*	—
7	*Liliaceae*	8	22	*Asclepiadaceae*	—	37	*Geraniaceae*	—
8	*Rosaceae*	7	23	*Crassulaceae*	—	38	*Alliaceae*	—
9	*Brassicaceae*	5—6	24	*Malvaceae*	—	39	*Plumbaginaceae*	—
10	*Apiaceae*	5—6	25	*Polygonaceae*	15	40	*Onagraceae*	—
11	*Ericaceae*	А	26	*Primulaceae*	А	41	*Oleaceae*	—
12	*Euphorbiaceae*	—	27	*Gentianaceae*	—	42	*Anacardiaceae*	—
13	*Rubiaceae*	Е	28	*Orchidaceae*	—	43	*Acanthaceae*	—
14	*Verbenaceae*	—	29	*Campanulaceae*	К	44	*Iridaceae*	—
15	*Solanaceae*	—	30	*Hypericaceae*	—	45	*Convolvulaceae*	—

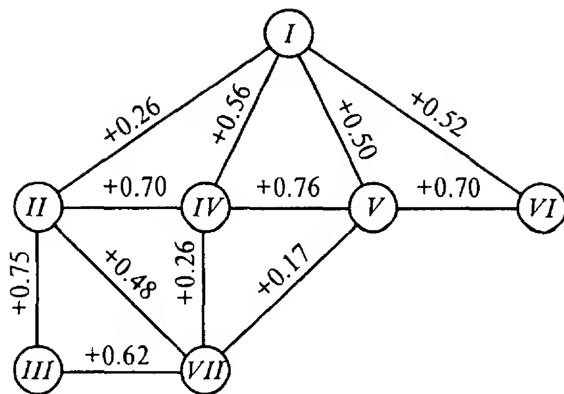
Примечание. Ранги некоторых семейств — их места в эталонном спектре СССР (Малышев, 1972); Е, А, К — семейства, особо характерные соответственно для европейской части СССР, Арктики и Кавказа. Прочерк — ранги не указаны.

кой флоры заключают в себе семейства «эталонного» спектра бывшего СССР. Некоторые же региональные спектры, вероятно, даже более сходны с первым, нежели со вторым; таковы, например, спектры Западной и Восточной Сибири, у которых с общеголарктическим совпадают ранги первых 4 семейств (*Asteraceae* — 1, *Poaceae* — 2, *Fabaceae* — 3, *Cyperaceae* — 4).

Конечно, строгую количественную меру сходства—различия можно получить лишь на основе математических методов. Однако простое визуальное сравнение спектров, в особенности их первых 3 или 6 членов, также может дать известные качественные оценки. Так, сравнивая с семейственно-видовым спектром флоры бывшего СССР региональные (частные) спектры, находим, что менее всего на первый похож спектр флоры Арктики (не совпадают 5 семейств из первых 15), а более всего — спектр флоры Западной Сибири (совпадают все 15 семейств). И у Л. И. Малышева (1972) на «схеме физиономического сходства» (см. рисунок) флора Западной Сибири (IV) находится в центре графа, а флора Арктики (I) — на его периферии. Ближе других к «центру» (IV) на графе находятся флоры европейской части СССР (II) и Восточной Сибири (V). И действительно, спектр флоры II отличается от таковой флоры IV лишь одним (притом занимающим последнее место) семейством, но зато совпадают ранги первых 3 семейств (*Asteraceae* — 1, *Poaceae* — 2, *Fabaceae* — 3). Спектр флоры V, хотя и отличается 2 семействами, занимающими 10-е и последнее (15-е) места, демонстрирует сходство рангов у первой четверки семейств (см. выше).

Опыт показывает, что визуальное сравнение списков по вышеприведенному методу дает результаты, лишь не намного отличающиеся от математически рассчитанных, но зато достаточно наглядно объяснимые. В частности, первостепенное значение имеет сравнение первых 3 семейств — первой «триады», на что обратил внимание и Шмидт (1980), а за ней и второй триады. Сравнивая первые триады ведущих семейств основных районов «Флоры СССР», находим, что их 3 типа:

1 — *Asteraceae* (As), *Poaceae* (Po) и *Fabaceae* (Fa) (европейская часть бывшего СССР вне Арктики (II), Кавказ (III), Западная (IV) и Восточная (V) Сибирь);



Граф сходства семейственно-видовых спектров флор основных районов «Флоры СССР» (по: Малышев, 1972).

I — Арктика, II — европейская часть СССР, III — Кавказ, IV — Западная Сибирь, V — Восточная Сибирь, VI — Дальний Восток, VII — Средняя Азия. II, IV—VI — вне Арктики.

2 — *Asteraceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae* (Cy) (Арктика (I) и Дальний Восток (VI));
3 — *Asteraceae*, *Fabaceae* и *Lamiaceae* (La) (Средняя Азия (VII)).

При этом спектры флор Западной и Восточной Сибири более сходны с таковым Дальнего Востока. В «сибирских» спектрах вторую триаду семейств возглавляет сем. *Cyperaceae*, за которым следуют *Rosaceae* (Ro), *Ranunculaceae* (Ra) и *Brassicaceae* (Br). В «дальневосточном» спектре осоковые входят в первую триаду, вторую же составляют семейства *Rosaceae*, *Ranunculaceae* и *Fabaceae*.

Флористический же спектр Кавказа наиболее сходен с таковым Средней Азии. Во флоре Кавказа вторую триаду ведущих семейств возглавляет сем. *Lamiaceae* (в Средней Азии — в первой триаде), за которым следуют *Brassicaceae* и *Apiaceae* (Ap). В Средней Азии аналогичную роль играет сем. *Poaceae* (на Кавказе входит в первую триаду), за которым также следуют *Apiaceae* и *Brassicaceae*.

Вывод из сказанного можно сделать такой: **вполне возможно качественное сравнение спектров без применения математических методов, принимая во внимание лишь первые 6 семейств, из которых наиболее важные — первая триада.**

Сравнивая таким образом возможно большее число семейственно-видовых спектров региональных флор Палеарктики — от Португалии и северной Африки до Японии и Чукотки (Hultén, 1968; Толмачев, 1974, 1986; Kitagava, 1979; Павлов, 1980; Шмидт, 1980; Раменская, 1983; Ohwi, 1984; Ревушкин, 1988; Камелин, 1990, и др.), находим, что первая триада семейств в них удивительным образом сходна. В нее почти всегда входят *Asteraceae* и *Poaceae*, а третьим (не обязательно с третьим по счету рангом) может быть лишь одно из следующих семейств (в порядке убывания «встречаемости»): *Fabaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*. Исключения касаются лишь Арктики и пустынь, где в первой триаде может отсутствовать сем. *Asteraceae* (Новая Земля, окрестности пос. Тикси и др.), а его место занимает одно из следующих семейств: *Brassicaceae*, *Cyperaceae* либо *Caryophyllaceae*.

По третьему (помимо сложноцветных и злаков) семейству в первой триаде возможно наметить некие «зоны» с определенным географическим простиранием. Наиболее обширны «зоны осоковых» (весь север и восток Евразии, начиная от Финляндии, через Ярославскую обл. и Якутию, вплоть до Приморья и Японии) и «бобовых» (Средиземноморье, Кавказ, бóльшая часть Средней Азии до Монголии включительно). «Зона маревых» явственно приурочена к Турану (восточный Прикаспий и Приаралье), а «розоцветных» — к Центральной Европе (Польша, северо-запад РСФСР; к сожалению, данных по Западной Европе у автора недостаточно); «зона губоцветных» охватывает Сирию и некоторые районы Средней Азии. Что касается лютиковых, крестоцветных, гвоздичных, норичниковых, то у них нет хорошо выра-

женных «зон господства» и локальные флоры с их участием в первой триаде семейств разбросаны по высокой Арктике и высокогорьям.

Означенные зоны, однако, не имеют четко выраженных границ, которые могли бы быть однозначно сопоставлены с границами выделов какой-либо из систем флористического или ботанико-географического районирования. Так, из спектров, приведенных Малышевым (1972), следует, что внеарктическая Восточная Европа находится в пределах «зоны бобовых», так как ее флора в целом относится к *Fabaceae*-типу. Однако глубоко в пределах «зоны бобовых», в окружении флор *Fabaceae*-типа могут встречаться региональные и локальные флоры *Cyperaceae*-типа. Именно таковы флоры Литвы, Мещеры, Хоперского заповедника (Цвелев, 1988). В то же время флоры заповедника «Галичья Гора» (Тихомиров и др., 1988), а также Московской обл. (Ворошилов и др., 1966) относятся к *Rosaceae*-типу.

Назовем спектры, составленные для флор более обширных территорий (например, европейской части бывшего СССР, Восточной Сибири и т. д.) **эталонными**, а для флор более мелких территорий в составе этих крупных — **частными**. Для Европейской России это будут спектры флор ее отдельных республик и областей. Могут быть частные спектры флор первого, второго и последующих порядков. Для каждого частного спектра последующего порядка спектр предыдущего является эталонным. Так, спектр европейской части бывшего СССР — эталонный для этой территории и частный первого порядка по отношению к спектру всего бывшего СССР, частный второго порядка по отношению к спектру Голарктики и частный третьего порядка по отношению к мировому.

Поскольку богатство флор в северном полушарии возрастает с севера на юг (что, в частности, хорошо продемонстрировано Шмидтом (1980) для европейской части СССР), то легко заключить, что эталонные спектры отражают в основном особенности южных частей своих территорий, и их особенности, следовательно, ничего нам не скажут о реальных флористических границах, зонах господства спектров того или иного типа. Их можно получить только на основании изучения все более мелких и частных территорий. Так, зона господства спектров *Cyperaceae*-типа проходит на севере Евразии вовсе не по южной границе Арктики, а гораздо южнее, вероятно по границе южной тайги и подтайги, захватывая, кроме того, и некоторые высокогорья. Однако здесь же, т. е. на просторах Восточной Европы, существуют и флоры, которым присущи спектры иных типов. Спрашивается, нужны ли вообще эталонные спектры и что они собой выражают?

Как и выше, начнем с мирового эталонного спектра. Нужен ли он? Скорее всего, что да, так как небезынтересно все же знать «лицо» флористического разнообразия, т. е. наиболее богатые видами семейства земного шара в целом. То же можно сказать и относительно спектра Голарктики, добавив, что представляет интерес также разница между ним (как частным) и мировым (как эталонным) спектром. Спектр России либо бывшего СССР представляет интерес как частный по отношению к Голарктике и одновременно как общий по отношению к своим частным, хотя эти частные как бы «тонут» в эталонном, как, например, спектр Арктики.

Еще пестрее картина складывается в горных странах. Так, первая триада ведущих семейств высокогорной флоры северной Осетии (Комжа, 1991) та же, что и для Кавказа в целом: As—Po—Fa. Аналогичная первая триада семейств флоры окрестностей с. Куруш в южном Дагестане, по данным автора, такова: As—Po—(Fa+Br), т. е. третье место в ней занимают одновременно бобовые и крестоцветные, представленные почти одним и тем же числом видов. В то же время высокогорная флора Аджарии характеризуется первой триадой As—Po—Cy. Такая же структура триады ведущих семейств свойственна белоусникам Западного и Большого Кавказа (Бондев, 1993), в то время как на восточном Кавказе сем. *Cyperaceae* в ней заменяется на *Scrophulariaceae* (Sc).

Если высокогорная флора Алтая в целом относится к *Fabaceae*-типу, то Западного и Южного Алтая — к *Ranunculaceae*-типу, а Центрального — к смешанному *Ranunculaceae+Cyperaceae*-типу (оба эти семейства представлены одинаковым количеством

видов) (Ревушкин, 1988). К *Ranunculaceae*-типу относится и высокогорная флора украинских Карпат (Чопик, 1976), в то время как флора Карпат в целом — к *Rosaceae*-типу (Шмидт, 1980; Малышев, Пешкова, 1984).

Последние примеры, когда семейственно-видовые спектры составлялись для парциальных (в частности высокогорных) флор, показывают, что с уменьшением размеров территорий самих «флор» значение спектров отнюдь не уменьшается, если даже не возрастает, поскольку структура первой триады семейств помогает оценить положение локальной или парциальной флоры по отношению как к своей «эталонной», так и к другим флорам разного ранга. Так, первая триада *Cyperaceae*-типа в спектрах некоторых высокогорных флор Кавказа ясно свидетельствует о родстве этих флор с бореальными и восточноевразиатскими, а триада *Rosaceae*-типа — соответственно с центральноевропейскими.

Рассмотрим это положение более подробно на примере 14 ценофлор горного Крыма (Дидух, 1992 : 125). Флоры как Крыма в целом, так и горного Крыма по структуре первой триады относятся к южному, средиземноморскому *Fabaceae*-типу, причем флора горного Крыма в то же время близка среднеевропейской (вторую триаду семейств возглавляет сем. *Rosaceae*). К *Fabaceae*-типу принадлежат также ценофлоры можжевеловых и фисташковых ксерофитных редколесий, горных и предгорных степей, томилляров и саванноидов. Однако все эти ценофлоры приближены к среднеазиатским флорам, так как вторую триаду ведущих семейств возглавляет сем. *Lamiaceae*.

Выделяется также группа, в состав которой входят ценофлоры крымскососновых, пушистодубовых предгорных, скальнодубовых, грабово-кленово-ясеневых и буковых лесов Крыма. В первую триаду ведущих семейств этих ценофлор обязательно входят семейства *Orchidaceae* (тем самым сближая данные ценофлоры с тропическими флорами; см. табл. 1), а также *Liliaceae* s. l. либо *Rosaceae* (что говорит о близости к среднеевропейским флорам).

Первая триада семейств ценофлор лесов из сосны Коха, ольшанников, а также мезофитных горных лугов построена по *Rosaceae*-типу (As—Ro—Po). Это типично среднеевропейская группа. Ценофлора пушистодубовых южнобережных лесов — переходная от *Rosaceae*- к *Fabaceae*-типу (As—Ro—Fa; злаки на 4-м месте в спектре). Рассмотренные 3 группы ценофлор в целом соответствуют кластерам, выделившимся на основе расчета коэффициентов сходства (Дидух, 1992 : 119, рис. 5, *б*).

Точно так же можно расклассифицировать 23 конкретные флоры (КФ) высокогорного Алтая (Ревушкин, 1988 : 204, 210—214): I — «средиземноморская» группа со спектрами *Fabaceae*-типа (As—Po—Fa: КФ 10, 11); II — «альпийская» со спектрами *Ranunculaceae*-типа (As—Po—Ra: КФ 4, 9, 12—16, 22); III — «альпийско-арктобореальная» со спектрами *Cyperaceae*-типа (As—Po—Cy: КФ 1); IV — группа, переходная между II и III (As—Cy—Ra+Po: КФ 0, 2, 3); V — «среднеевропейская» группа (As—Po—Ro: КФ 5, 6, 19—21); VI — «арктическая» группа (As—Po—Br/Ca (косая черта соответствует союзу «или»): КФ 7, 8, 17); VII — группа, переходная между «альпийской» II и «арктической» VI (As—Po—Ca+Ra: КФ 18).[2]

Этот последний пример, равно как и некоторые предыдущие, показывает, что не следует бояться семейств с неопределенным рангом и необязательно добиваться того, чтобы поставить то или иное семейство позади либо впереди другого при равенстве их по числу видов. Спектры с подобными «неопределенными членами» — это «связующие звенья» при проведении классификации и составлении графов.

Вторая триада ведущих семейств как объект классификации выступает тогда, когда группы, выделенные по первой триаде, слишком велики и неоднородны. Такова, например, наша «альпийская» группа II (см. выше). В ней можно выделить подгруппы

[2] К сожалению, оригинальные рисунки автора утеряны. Однако из работы А. С. Ревушкина (1988: 212—214. Рис. 12, 14) явствует, что группы КФ высокогорного Алтая, выделенные последним с помощью метода корреляционных плеяд, существенно отличаются от намеченных в данной статье (в отличие от аналогичных материалов Я. П. Дидуха по ценофлорам Горного Крыма). — *И. Б. Кучеров.*

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства флор Кавказа, Аджарии, ее основных высотных поясов, а также ряда сопредельных территорий

Ранг	Аджария						КУ	КВ	ТУ
	АД	Н	К	Л	А	М			
1	As	As	As	As	As	Fa	As	As	As
2	Po	Cy	Fa	Po	Po	Po	Po	Fa	Fa
3	Fa	Pl	Po	Ro	Cy	Eu	Br	Po	Po
4	Sc	Po	La	Fa	Ro	As	Fa	La	La
5	Ap	Sc	Ca	Sc	Sc	La	Ca	Br	Br
6	Ro	La	Ro	Pl	Ca	Ca	La	Ap	Sc
7	Cy	Fa	Ap	Ra	Ap		Sc	Ro	Ca
8	La	Ra	Sc	Pg	Li		Ap	Ca	Ap
9	Br	Ap	Br	Ap	Fa		Ro	Sc	Li
10	Ca	Bo	Bo	Ca	Ra		Ra	Li	Bo
11	Pl	Ro	Ra	Or	Br		Cm	Cy	Ro
12	Li	Br	Pl	La	On		Cy	Ra	Ra
13	Ra	Ca	Gr	Er	Pr		Ru	Cm	Ru

Примечание. **Флоры:** АД — Аджарии в целом, Н — ее нижнего лесного пояса, К — ксерофитной растительности нижнего пояса, Л — верхнего лесного пояса, А — субальпийского и альпийского поясов, М — приморской литорали; КУ — стационара Куруш (южный Дагестан), КВ — Кавказа в целом (Малышев, 1972), ТУ — Турции (Davis, 1965—1990). **Семейства**: Ap — *Apiaceae*, As — *Asteraceae*, Bo — *Boraginaceae*, Br — *Brassicaceae*, Ca — *Caryophyllaceae*, Cm — *Campanulaceae*, Cy — *Cyperaceae*, Er — *Ericaceae* s. l., Eu — *Euphorbiaceae*, Fa — *Fabaceae*, Gr — *Geraniaceae*, Ju — *Juncaceae*, La — *Lamiaceae*, Li — *Liliaceae* s. l., On — *Onagraceae*, Pg — *Polygonaceae*, Pl — *Polypodiaceae* s. l., Po — *Poaceae*, Pr — *Primulaceae*, Ra — *Ranunculaceae*, Ro — *Rosaceae*, Ru — *Rubiaceae*, Sc — *Scrophulariaceae*, Sx — *Saxifragaceae*.

в соответствии с семейством, возглавляющим вторую триаду: IIа — «альпийско-европейская» (*Rosaceae*: КФ 4, 9, 13), IIб — «альпийско-арктобореальная» (*Cyperaceae*: КФ 14, 15), IIв — «альпийско-арктическая» (*Caryophyllaceae*: КФ 12, 16), IIг — «альпийско-средиземноморская» (*Fabaceae*: КФ 22). Примерно такие же подгруппы можно выделить и в группе V.

Чрезвычайно интересные результаты дает сравнение спектров флороценотипов и ценофлор с эталонными спектрами. Рассмотрим этот вопрос на материале флоры Аджарии. Из табл. 3 видно, что флора Аджарии в целом по первой триаде семейств типично «южная», средиземноморского *Fabaceae*-типа. Однако вторая триада содержит лишь одно типично средиземноморское сем. *Apiaceae*. Спектр нижнего (субтропического) пояса носит, на первый взгляд, странный характер: наряду с как будто бореальным семейством осоковых здесь же фигурируют и папоротники. Вспомним, однако, что семейства *Cyperaceae* и *Polypodiaceae* s. l. характерны не только для бореальных, но и для **восточных** флор, в частности для японской, где сем. *Polypodiaceae* s. l. стоит во главе второй триады (Ohwi, 1984). Спектр ксерофильной флоры, как и эталонный, средиземноморского *Fabaceae*-типа, но еще более ярко выраженный: бобовые здесь поднимаются на второе место, а вторую триаду возглавляет сем. *Lamiaceae*. Спектр верхнего лесного пояса явно среднеевропейского типа (As—Po—Ro), а альпийского пояса — арктобореальноевропейского (As—Po—Cy). Спектр литоральной флоры носит такой же «южный» характер, что и эталонный, но с «тропическим» уклоном, о чем свидетельствует высокий ранг сем. *Euphorbiaceae*.

Теперь обратимся к Колымскому нагорью (Хохряков, 1989), для которого приведен как эталонный (сводный) спектр флоры, так и спектры основных флороценоти-

ТАБЛИЦА 4

Спектры ведущих семейств флороценотических комплексов (и их фракций) Колымского нагорья (Хохряков, 1989) и Южной Сибири (Малышев, Пешкова, 1984)

Ранг	Флора Колымского нагорья:																Флора Южной Сибири				
	В целом	ТБ			ВА			КС			ДЛ			ЛМ			В целом	ТА	ВА	КС	ДБ
		Σ	1	2	Σ	1	2	Σ	1	2	Σ	1	2	Σ	1	2					
1	Po	Po	Po	Po	As	Cy	Po	As	As	As	Po	As	Ra	Po	Po	Po	As	As	As	As	Cy
2	Cy	Cy	As	Cy	Po	As	Cy	Po	Po	Ro	Cy	Cy	Po	As	As	Cy	Po	Ra	Cy	Fa	Po
3	As	As	Cy	As	Cy	Po	Ca	Ro	Fa	Po	Ra	Po	Cy	Cy	Ca	Ca	Cy	Ro	Po	Po	As
4	Ra	Fa	Ra	Er	Sx	Sl	As	Fa	Ro	Br	As	Ra	Sl	Ca	Cy	As	Fa	Cy	Ra	Ro	Ra
5	Ro	Ra	Fa	Ra	Ca	Sx	Sx	Br	Br	Ca	Ro	Ro	Ro	Ro	Ro		Ro	Po	Sx	Li	Pt
6	Ca	Sl	Br	Sl	Br	Ra	Br	Ca	La	Cy	Sl	Pl	As	Br	Fa		Ra	Fa	Fa	Br	Br
7	Br	Ro	Sl	Ro	Sl	Ca	Ra	Cy	Cy	Fa	Pl	La	Pt	Fa	Br		Br				
8	Fa	Ju	Ro	Fa	Ra	Br	Sl	La	Ca	Ra	Pt	Sl	Pl	Bo	Ra						
9	Sl	Br	Ch	Br	Ro	Er	Ro	Bo	Bo	Bo	Li	Pt	Pr	Sx							
10	Sx	Er	Ca	Sx	Sc		Er	Ra	Ra		Fa	Fa	Eq	Ra							
11							Fa	Sc													
12								Sx													

Примечание. **Флороценотические комплексы:** ТБ — таежно-болотный, ВА — высокогорно-альпийский, КС — ксерофитностепной, ДЛ — долинно-лесной, ЛМ — литорально-приморский, ТА — таежный (лесной), ДБ — долинно-болотный (азональный). Σ — флороценотический комплекс в целом; фракции в составе флороценотического комплекса: 1 — «южная», 2 — «северная». **Семейства:** Ch — *Chenopodiaceae*, Eq — *Equisetaceae*, Pt — *Potamogetonaceae*, Sl — *Salicaceae*; остальные обозначения те же, что и в табл. 3.

ческих комплексов и их главных фракций — южных (1) и северных (2) (табл. 4). Все спектры достаточно сходны. Исключение составляют лишь спектры ксерофитностепного (КС) флороценотического комплекса в целом (среднеевропейского типа: As—Po—Ro) и южной фракции этого же комплекса (средиземноморского типа: As—Po—Fa). Все прочие комплексы арктобореального (*Cyperaceae*-) типа, но резко различных подтипов. Прежде всего выделяется альпийский подтип долинно-лесного (ДЛ) комплекса, причем его южная фракция имеет тяготение к субтропическому подтипу, о чем свидетельствует наличие *Polypodiaceae* s. l. во второй триаде ведущих семейств. Обращает на себя внимание сходство спектра этой фракции с общеяпонским: идентичность первой триады и всего лишь одна замена во второй (*Ranunculaceae* вместо *Orchidaceae*). Северная фракция ДЛ-комплекса имеет более арктический характер (наличие характерного для Арктики сем. *Salicaceae* (Sl) во второй триаде).

Спектры таежно-болотного (ТБ) и высокогорно-альпийского (ВА) комплексов наиболее сходны друг с другом. Они определяют и структуру эталонного спектра: его первая триада (Po—Cy—As) идентична таковой ТБ-комплекса, а также северной (наиболее многочисленной) фракции ВА-комплекса.

Подтипы спектров, определяемые по второй триаде семейств, различны. Эталонный спектр принадлежит к *Ranunculaceae—Rosaceae*-подтипу, северная же фракция ТБ — к довольно редкому у нас восточноазиатско-альпийскому подтипу *Ericaceae—Ranunculaceae* (сравнительно высокий ранг *Ericaceae* s. l. присущ именно восточноазиатским высокогорным флорам; вспомним, что в мировом эталонном спектре вересковые занимают лишь 14-е место, в голарктическом — 11-е, во флоре Арктики — 15-е, Японии — 12-е и лишь во флоре Южной Африки они выходят в первую триаду семейств (Толмачев, 1974)). И наконец, ВА-комплекс в целом относится к *Saxifragaceae* (Sx)-подтипу, с приближением к нивально-альпийскому подтипу (Sl—Sx—Ra) у южной фракции.

А теперь сопоставим спектры колымско-охотских флороценотипов с южносибирскими (Малышев, Пешкова, 1984; табл. 4, правая часть). Мы видим, что семейственно-видовой спектр высокогорной флоры Южной Сибири того же *Cyperaceae*-типа, что и таковой ВА-комплекса Колымского нагорья, спектр степного комплекса — того же *Fabaceae*-типа, что и у южной фракции колымского КС, спектр азонального (долинно-болотного) комплекса аналогичен таковым колымских ДЛ (южной фракции) и литорально-приморского (ЛМ). А вот спектр лесного флороценотипа Южной Сибири разительно отличается от таежно-болотного комплекса Колымского нагорья (равно как и от всех прочих, упомянутых выше), демонстрируя явный «европейский альпийско-луговой» уклон (*Ranunculaceae—Rosaceae*-тип).

Впрочем, говорить о разного рода аномалиях тех или иных спектров, притом на такой обширной территории, как Сибирь, еще явно преждевременно.

Все вышеизложенное касалось семейственно-видовых спектров. Конечно, при таксономическом анализе флор анализируются и спектры ведущих родов. Однако набор последних намного более разнообразен по сравнению с набором семейств, что не позволяет проследить на материале родово-видовых спектров какие-либо аналогичные закономерности.

В заключение следует констатировать, что составление таксономических спектров и их сравнение — не столько цель, сколько средство изучения флор самого разного типа, как естественных (при флористическом районировании), так и искусственных, вплоть до антропогенных (в целях выяснения особенностей их состава). В то же время применительно к ценофлорам подобные спектры могут немало помочь в установлении их (ценофлор) флорогенетического родства.

Очень интересной может оказаться задача сопоставления таксономических спектров заносной (и вообще адвентивной) и аборигенной (естественной) фракций флор.[3]

[3] Строго говоря, списки заносных и одичавших растений вовсе не отражают никакой «флоры», поскольку таковая лишена единой территории. Впрочем, и «флора» ценофлор либо флороценотипов, как совокупность (объединение) нескольких парциальных флор, также может быть лишена единой территории; однако эти последние обладают свойством целостности.

Возможны и расчеты для более «узких» фракций, выделенных по тем или иным экологическим критериям («флоры гигрофитов», «флоры ксерофитов») либо по принадлежности к определенной жизненной форме («дендрофлоры» и др.). В самом деле, почему бы нам не сравнивать таксономические спектры для видов разных жизненных форм? Если составить таковые для дендрофлор Средней России или для Арктики, то наверняка первое место в них займет сем. *Salicaceae*, так как в эталонном спектре Арктики оно входит в первые 15 семейств. На более высокие места передвинутся семейства *Betulaceae* и *Ericaceae* и т. д. А в спектре видов адвентивной флоры юга России ведущее положение наряду с крестоцветными и злаками обязательно займут маревые. Мыслимы и сопоставления по составу ведущих таксонов в рамках отдельных **географических** элементов флоры.

Возможный предел дроблению флор при составлении таксономических спектров, по-видимому, задается достоверностью различий между рангами, которые присваиваются таксономическим единицам (семействам, родам). Хотя выше было сказано, что не следует добиваться обязательного строгого разграничения соседних членов спектра, положение это, однако, не может распространяться на весь спектр — как минимум на всю первую шестерку семейств. Опыт показывает, что ранги семейств могут достоверно различаться при числе видов в семействе в среднем не менее 10; следовательно, весь спектр (если ограничиваться первыми 6 семействами) должен содержать ≈ 100 видов. Может быть, такие флоры и следует называть «элементарными». Конечно, теоретически мыслимы и одновидовые «флоры» (например, ценофлоры зарослей тростника) либо флоры вообще без высших растений (некоторые типы пустынь), однако территории, занятые такими флорами, не всегда заслуживают выделения в качестве отдельных фитохорий.

Выводы

1. Несмотря на то что численные соотношения видов в семействах не отражают истинной роли этих семейств в растительном покрове, для большого числа флор ранжированные семейственно-видовые спектры характеризуются удивительным постоянством; поэтому различия, наблюдаемые в подобных спектрах, могут служить реальным критерием (и мерой) сходства—различия флор.

2. Первостепенную роль при оценке сходства—различия играют 3 первые семейства спектра (первая триада), определяющие «тип» флоры, вспомогательную — вторая триада, определяющая «подтип» флоры.

3. Поскольку (по крайней мере в Голарктическом флористическом царстве) 2 места из 3 в первой триаде почти постоянно заняты семействами *Poaceae* и *Asteraceae*, «тип» флоры определяется по третьему члену первой триады семейств (который отнюдь не обязательно занимает в ней третье место).

4. В пределах Палеарктики выделяются следующие типы флор: 1 — *Cyperaceae*-тип (арктобореально-восточноазиатский), 2 — *Fabaceae*-тип («южный», средиземноморско-центральноазиатский), 3 — *Rosaceae*-тип (условно-европейский), 4 — *Ranunculaceae*-тип (лугово-альпийский), 5 — *Chenopodiaceae*-тип (туранский), 6 — *Lamiaceae*-тип (среднеазиатский), 7 — *Brassicaceae*+*Caryophyllaceae*-тип (экстремальный, арктическо-пустынный).

5. Подтипы выделяются по бóльшему числу семейств, не обязательно включая предыдущие. В качестве специфических «подтиповых» семейств могут выступать *Polypodiaceae* s. l. (влажносубтропический подтип), *Saxifragaceae* (каменисто-альпийский), *Scrophulariaceae* (горно-азиатский). Подтипы «флор» выделяются по первому члену второй триады, т. е. по четвертому члену общего списка семейств.

6. Наибольший смысл имеет сравнение флор в нисходящем ряду, от более территориально крупных, эталонных к более мелким, включаемым впервые, что позволяет выявлять различного рода флористические «аномалии».

7. Различие флор только по первым 2 триадам позволяет удовлетворительно классифицировать флоры без применения громоздких математических методов.

8. Указанный метод применим также для классификации флористического состава единиц растительности (формаций), флороценотипов, ценофлор, флористических комплексов.

9. Недостаточная изученность флор не может быть препятствием для их классификации указанным методом. При наличии подозрений в неполной изученности флор семейства с одинаковым числом видов или с различием всего в 1—3 вида следует считать занимающими одну пару (реже одну триаду) мест в ранжированном ряду, а тип (либо подтип) флоры — промежуточным, что одновременно облегчает установление связей между отдельными флорами или формациями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондев А. И. Флористические особенности белоусников большого Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1993. № 2. С. 54—61.

Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М., 1966. 256 с.

Дидух Я. П. Растительный покров горного Крыма. Киев, 1992. 254 с.

Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Л., 1990. 145 с.

Комжа А. Л. Биолого-морфологический и экологоценотический анализ флоры Северо-Осетинского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. Новосибирск, 1984. 264 с.

Павлов В. Н. Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М., 1980. 245 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 266 с.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.

Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Н., Казакова М. В. Сосудистые растения заповедника «Галичья Гора». М., 1988. 81 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 344 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 190 с.

Чопик В. І. Високогірна флора Українських Карпат. Київ, 1976. 269 с.

Davis P. H. Flora of Turkey and the east Aegean islands. Edinburgh, 1965—1990. Vol. 1—10.

Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.

Kitagava M. Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1984. 1066 p.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 21 V 1999

SUMMARY

Potential possibilities and perspectives of application of the method of analysis of taxonomical (in the first place, families and species) spectra for purposes of analysis of floras of different ranks are considered. System of typization of Palaearctic floras according to the composition and structure of the first two triads of the spectrum is offered. Potentials of the method suggested are demonstrated by the analysis of materials of the floras of Adjaria, Kolyma Upland, Mountain Crimea and Altai.

УДК 582.29 (470.11)

© О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко, Т. Н. Пыстина

ЛИШАЙНИКИ (*LICHENES*) КАНИНО-ПЕЧОРСКОЙ ПОДПРОВИНЦИИ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

O. V. LAVRINENKO, I. A. LAVRINENKO, T. N. PYSTINA. LICHENS (*LICHENES*) IN THE KANIN-PECHORA SUBPROVINCE OF THE ARCTIC FLORISTIC REGION

Работа является результатом лихенологического обследования слабоизученных во флористическом отношении районов восточноевропейских тундр, прилегающих к дельте р. Печора, включая пойменные экосистемы. Приведен аннотированный список лишайников, насчитывающий 139 видов. Впервые для Канино-Печорской подпровинции отмечено 38 видов. Показано, что за 20-летний период восстановления растительного покрова в районах проведения нефте- и газоразведочных работ в подзоне южных тундр произошло существенное обеднение лихенофлоры нарушенных экосистем и значительно снизилась доля участия лишайников в формировании вторичных сообществ.

Ключевые слова: лишайники, восточноевропейские тундры.

Восточноевропейские тундры и прежде всего Припечорье, включающее печорскую дельту и сопряженные с ней тундровые ландшафты право- и левобережья, до настоящего времени достаточно слабо изучены во флористическом отношении. Наряду с этим активное развитие в последние десятилетия в этом регионе нефте- и газодобывающего комплекса приводит к катастрофически быстрому снижению уровня биологического разнообразия, широкомасштабной антропогенной трансформации тундровых экосистем. Естественное восстановление нарушенных территорий в регионе затягивается на необозримые сроки и часто приводит к радикальной замене естественных сообществ вторичными, замене тундровых флористических комплексов апофитами и антропофитами, которые на протяжении достаточно длительного времени стабильно сохраняются во вторичных сообществах, часто не проявляющих явных тенденций к сукцессионным перестройкам в сторону формирования исходных фитоценозов. Наиболее уязвимым элементом флористических комплексов тундровых экосистем являются лишайники, которые, с одной стороны, достаточно быстро деградируют и выпадают из сообщества как при аэрогенном, так и при техногенном нарушении экосистем. С другой стороны, восстановление покрова лишайников, характерного для многих зональных сообществ тундры и часто определяющего внешний облик тундровых экосистем, протекает в сроки, исчисляемые по меньшей мере несколькими десятилетиями. В связи с этим вопросы инвентаризации лихенофлоры восточноевропейских тундр и прежде всего в районах активного проведения работ отечественными и зарубежными нефте- и газодобывающими компаниями являются в настоящее время безусловно актуальными.

Настоящая работа является результатом лихенологического обследования слабоизученных во флористическом отношении районов восточноевропейских тундр. Работа выполнена в ходе комплексных экологических исследований в дельте р. Печора и прилегающих к ней районах Малоземельской и Большеземельской тундр. Согласно схеме деления Арктической флористической области, все изученные районы относятся к Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западносибирской (Ненецкой) провинции (Юрцев и др., 1978; Атлас..., 1985), которая отличается более молодой флорой по сравнению с другими секторами Арктики. В последней сводке по состоянию биологического разнообразия лишайников Российской Арктики

М. П. Андреев с соавт. (Andreev et al., 1996; Андреев и др., 1996) провели анализ истории изучения лихенофлоры этого региона и обобщили все имеющиеся сведения о лишайниках Российской Арктики на основании данных литературы и гербарных образцов. Для территории Канино-Печорской подпровинции (п-ов Канин, о-в Колгуев, Малоземельская и Большеземельская тундры) этими авторами приводится список из 175 видов лишайников, относящихся к 59 родам и 32 семействам. Относительную бедность лихенофлоры региона Андреев с соавт. объясняют малым разнообразием субстратов, которое, как они полагают, и является основным фактором, определяющим богатство арктических лихенофлор. Кроме того, авторы указывают на слабую изученность флоры этого региона по сравнению с другими секторами Арктики.

Основной целью настоящей работы было выявление видового разнообразия лишайников в районах восточноевропейских тундр, прилегающих к печорской дельте, включая пойменные экосистемы, и сравнительный анализ лихенофлоры изученных районов.

В течение полевых сезонов 1995—1997 гг. нами было обследовано 5 географических точек, расположенных в разных ботанико-географических подзонах тундровой зоны. На рис. 1 показаны районы исследований, ниже приведена их краткая характеристика.

Район 1. Западная часть Большеземельской тундры, правобережье р. Ортина (правый приток р. Печора в ее нижнем течении). Район расположен в полосе крупноерниковых тундр подзоны южных тундр (Грибова, 1980) и отличается высокой степенью гетерогенности элементов холмисто-увалистого рельефа, подстилающих грунтов и существенным перепадом абсолютных отметок высот (от 25 до 168 м) над ур. м. Особенностью района является присутствие значительного числа фрагментов березовых (*Betula tortuosa*)[1] и еловых (*Picea obovata*) редколесий. Ряд факторов, таких как распространение островных ельников на песчаных буграх-останцах, приуроченных к водоразделам, наличие под ними почвенного профиля с погребенным подзолистым горизонтом, присутствие значительного числа таежных элементов во флоре еловых островов, имеющиеся в литературе сведения о произрастании в этом регионе в атлантический период голоцена еловых лесов (Ливеровский, 1933; Кременецкий и др., 1996) позволяют предположить, что происхождение этих островов связано с периодом голоценового оптимума. Около 20 лет назад в этом районе проводились разведочные буровые работы, после которых остались локальные (площадки вокруг буровых скважин) и линейные (сеть зарастающих грунтовых дорог) нарушения.

Район 2. Западная часть Большеземельской тундры, срединная часть п-ова Болванский Нос, холмисто-увалистая тундра с абсолютными отметками от 20—40 до 70—80 м над ур. м. Согласно ботанико-географическому районированию тундровой зоны (Грибова, 1980), этот район относится к подзоне южных тундр, зональным типом растительности которого являются мелкоерниковые тундры. Наряду с ними здесь достаточно широко распространены плоскобугристые комплексы и нивальные луговины. На наиболее возвышенных элементах рельефа встречены разные варианты кустарничковых тундр, часто с бугорковатым рельефом. Озерные впадины часто обрамлены приозерными зарослями и травяно-моховыми болотами.

Район 3. Пойма р. Печора в ее нижнем течении, 25—30 км на северо-восток от г. Нарьян-Мар, абсолютные отметки высот в пределах 10—15 м над ур. м. Изученный район расположен в пойме печорской протоки Кудрин Шар и относится к субарктическим поймам (Липатова, 1980). Растительные сообщества здесь представлены комплексами, состоящими в основном из мелкозлаковых и заболоченных лугов, зарослей ив и ольховника.

Район 4. Пойма р. Печора в ее нижнем течении, берег протоки Большой Осколков Шар на расстоянии 15—20 км от морского побережья (Коровинская губа). Район

[1] Сосудистые растения приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

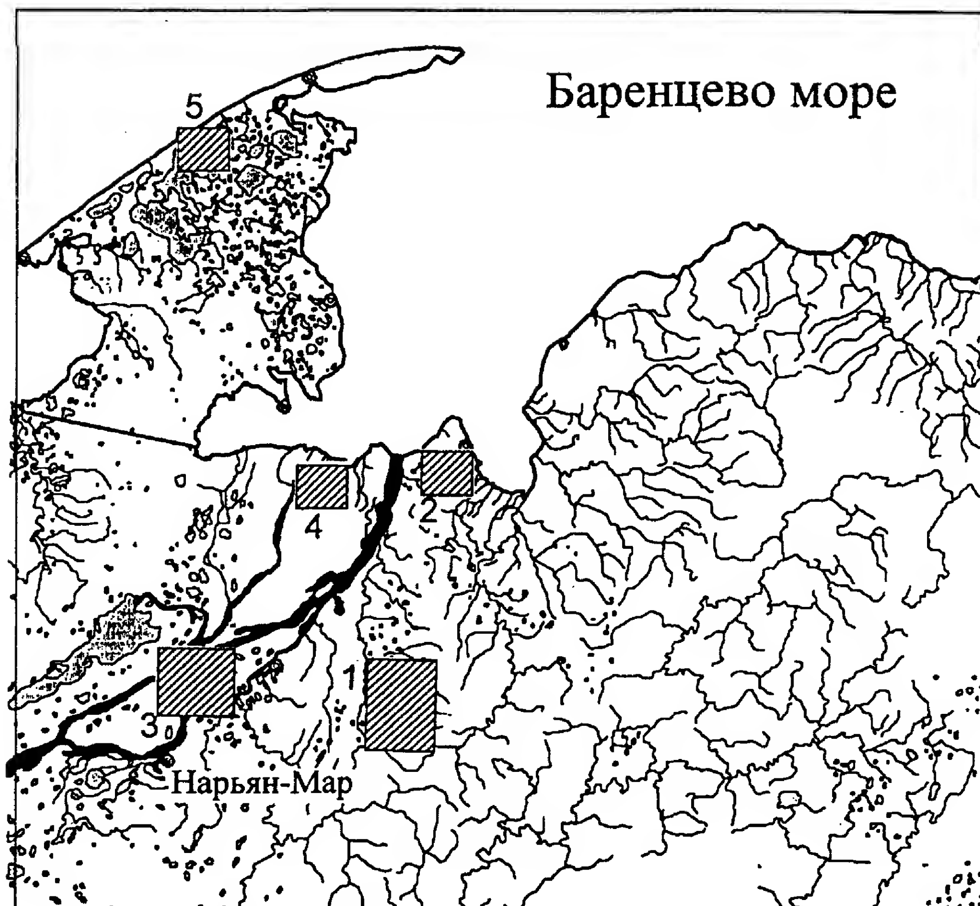


Рис. 1. Картосхема исследованных районов Большеземельской и Малоземельской тундр.
1—5 — районы исследования, описание которых приводится в тексте.

характеризуется наиболее низкими отметками высот с максимальным значением 3.5 м над ур. м. Растительность, характерная для субарктических пойм, представлена комплексами из первичных лисохвостно-вейниковых лугов и низкорослых ивняков, которые обрамляют берега протоки. В пределах этого района около 20 лет назад также проводились разведочные буровые работы.

Район 5. Малоземельская тундра, Тиманский берег, восточное побережье оз. Песчанка-То и правый берег р. Песчанка на всем ее протяжении до устья. Район отличается выположенным приморским ландшафтом, местами полого всхолмленным, с абсолютными отметками высот от 4—6 до 10 м, с обилием разнотипных озер разной степени солености. Согласно С. А. Грибовой (1980), этот район относится к полосе северных тундр, зональным типом растительности которой являются разнообразные пространственные комбинации из травяно-моховых, кустарничково-моховых, кустарничково-лишайниковых и редкоивняковых сообществ, постоянным элементом которых являются также травяно-гипновые болота. Тем не менее в связи с близостью морского побережья и особенностями почвенно-ландшафтного комплекса зональные сообщества в районе 5 встречаются достаточно редко и приурочены к наиболее возвышенным элементам рельефа. В основном здесь преобладают приморские евтрофно-мезотрофные травяно-осоковые (*Carex concolor*, *Dupontia fischeri*, *Eriophorum medium*) болота (Карта..., 1974). Наряду с ними в этом районе широко распрос-

ТАБЛИЦА 1

Типы растительных сообществ, характерные для исследованных районов Большеземельской и Малоземельской тундр

№ сообщества	Тип растительного сообщества	Район	Число описаний	Число видов лишайников
	Зональные и экстразональные растительные сообщества			
1	Ивняково-крупноерниковые кустарничково-моховые тундры	1	1	12
2	Ивняково-крупноерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры	1	2	18
3	Ивняково-мелкоерниковые осоково-кустарничковые зеленомошные тундры	2	1	27
4	Ивняково-мелкоерниковые кустарничковые мохово-лишайниковые тундры	2	3	45
5	Мелкоерниковые травяно-моховые тундры	2	1	10
6 а и б	Заросли кустарников разнотравно-злаковые, осоковые и хвощовые закочкаренные: а — ивняки (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. viminals*, *S. glauca*) и б — ивняки с примесью ольховника (*Duschekia fruticosa*)	3	7	15 и 32
7	Осоково-моховые болота, приморские	5	5	10
8	Бугорковатые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры	1 2	1 4	21 44
9	Пятнистые кустарничково-лишайниковые тундры	1 5	10 2	47 25
10	Полигональные кустарничково-лишайниковые тундры	1 5	3 1	24 27
11	Еловые редколесья с разнотравно-кустарничково-зеленомошным и кустарничково-лишайниковым покровом	1	4	63
12	Березовые редколесья со злаково-кустарничково-зеленомошно-лишайниковым покровом	1	4	44
	Интерзональные растительные сообщества			
13 а и б	Плоскобугристые болота травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые на буграх (*а*) и пушицево-осоково-сфагновые в мочажинах (*б*)	1 2 5	2 6 12	25 31 и 6 36 и 12
14	Ивняки пойменные: разнотравно-злаковые, разнотравно-моховые	2	2	12
15	Ивняки водораздельные (приозерные и депрессионные): разнотравно-злаковые, разнотравно-моховые, осоково-моховые	1 2	3 5	11 20
16	Ивняково-луговые комплексы разнотравно-злаковые (пойменные в районе 1 и нивальный в районе 2)	1 2	5 1	47 17
17	Группировки растительности на песчаных обнажениях	1	3	12
	Антропогенно-нарушенные растительные сообщества			
18	Вторичные сообщества на площадках буровых скважин	1 2 4	9 1 8	54 1 27

ТАБЛИЦА 2

Список видов лишайников исследованных районов Большеземельской и Малоземельской тундр

Латинское название вида	Географические элементы: широтные	Географические элементы: долготные	Семейство	Типы растительных сообществ: Район 1	Район 2	Район 3	Район 4	Район 5
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	АА	ГОЛ	*Alectoriaceae*	9, 10, 12, 17, 18	4, 8, 13а			9, 10, 13а, 13б
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.	АА	БИП	»	9, 10, 17, 18	4, 8			9, 10
Arctocetraria andrejevii (Oxner) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, J-E. Mattson et Thell	А	ГОЛ	*Parmeliaceae*	10	13б			7, 9, 10, 13а, 13б
A. nigricascens (Nyl. in Kihlm.) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt*	А	ГОЛ	»		3, 13а		18	13а
Bacidia cf. *herbarum* (Stizenb.) Arnold*	?	?	*Bacidiaceae*		8			
Biatora carneoalbida (Müll. Arg.) Coppins in Coppins, James et D. Hawksw.	Б	Е-севАм	»		4	6б		
B. sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.*	Б	ГОЛ	»	11		6б		
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt	АА	ГОЛ	*Parmeliaceae*	9, 10, 11	4, 8, 13а			9, 10, 13а
Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.*	Б	ГОЛ	*Alectoriaceae*	11				
B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	Б	ГОЛ	»	11				
B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	Б	БИП	»	11				
B. lanestris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	Б	БИП	»	11				
Buellia disciformis (Fr.) Mudd*	Б	ГОЛ	*Physciaceae*			6а, 6б		
B. punctata (Hoffm.) A. Massal.*	Б	ГОЛ	»	11	15	6б		
Caloplaca holocarpa (Hoffm. Ex. Ach.) A. E. Wade	М	БИП	*Teloschistaceae*		4, 15	6а, 6б		
Candelariella lutella (Vain.) Räsänen*	М	ГОЛ	*Candelariaceae*			6б		
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.	Б	БИП	*Parmeliaceae*	17, 18				9
C. ericetorum Opiz subsp. *ericetorum*	Б	БИП	»	9, 10, 12, 18				10, 13а
C. islandica (L.) Ach.	Б	БИП	»	1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 8, 13а, 13б		18	7, 9, 10, 13а, 13б
C. muricata (Ach.) Eckfeldt*	АА	БИП	»					
C. nigricans Nyl.	АА	ГОЛ	»	9				
Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, J.-E. Mattsson et Thell	АА	БИП	»	1, 9, 10, 16, 18	8			7, 9, 13а, 13б

Chaenothecopsis savonica (Räsänen) Tibell*	Б-Н	БИП	*Mycocaliciaceae*			6а, 6б		
Cladonia amaurocraea (Flörke) Schaer.	ГАМ	БИП	*Cladoniaceae*	8, 9, 11, 13, 18	3, 4, 5, 8, 13а			10, 13а
C. arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *arbuscula*	Б	БИП	»	2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 5, 8, 13а, 16		18	7, 10, 13а
C. arbuscula subsp. *mitis*. (Sandst.) Ruoss	Б	ГОЛ	»		8, 13а			
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	АА	БИП	»	9, 12, 13, 18	4, 13а			7, 9, 13а, 13б
C. botrytes (K. G. Hagen) Willd.	Б	ГОЛ	»	11, 18				
C. cariosa (Ach.) Spreng.	Б	БИП	»	12	4			
C. carneola (Fr.) Fr.*	Б	ГОЛ	»	12, 18				
C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti	М	БИП	»	9, 18				
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	М	БИП	»	9, 11, 12, 15, 16, 18	4, 8			
C. coccifera (L.) Willd.	Б	БИП	»	1, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18	3, 4, 8, 16			7, 9, 13а
C. coniocraea (Flörke) Spreng.	Б	БИП	»	11				
C. cornuta (L.) Hoffm.	Б	БИП	»	11, 12, 15, 16, 18	4, 8, 15			
C. crispata (Ach.) Flot. var. *crispata*	Б	БИП	»	1, 9, 10, 11, 12, 16, 18				
C. crispata var. *cetrariiformis* (Delise) Vain.	Б	БИП	»		13а, 13б, 15			9, 13а, 13б
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	ГАМ	ГОЛ	»		4			
C. deformis (L.) Hoffm.	М	БИП	»	2, 8, 11, 16, 18	8, 13а			13а
C. fimbriata (L.) Fr.	М	БИП	»	11, 15, 16, 18	4, 14, 15		18	
C. furcata (Huds.) Schrad. (subsp. *furcata*)	М	БИП	»	11, 12, 16, 18				13а
C. glauca Flörke*	Б	БИП	»	8, 16, 18	4, 13а		18	
C. gracilis (L.) Willd.	Б	БИП	»	1, 2, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 8, 13а, 13б, 16		18	9, 10, 13а, 13б
C. luteoalba Wheldon et A. Wilson*	АА	БИП	»					13а
C. macilenta Hoffm. subsp. *floerkeana* (Fr.)*	Б	БИП	»	12				
C. macroceras (Delise) Hav.	ГАМ	БИП	»	19, 11, 12, 16				7
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.	ГАМ	БИП	»	12				
C. maxima (Asahina) Ahti	АА	БИП	»	1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16	3, 4, 16			13а
C. metacorallifera Asahina*	ГАМ	ГОЛ	»	12				1, 10

Латинское название вида	Географические элементы		Семейство	Типы растительных сообществ				
	широтные	долготные		Район 1	Район 2	Район 3	Район 4	Район 5
Cladonia ochrochlora Flörke	Б	БИП	*Cladoniaceae*	11, 18				
C. phyllophora Hoffm.	Б	БИП	»	12, 18				
C. pleurota (Flörke) Schaer.	Б	БИП	»	1, 2, 9, 11, 12, 13, 16, 18, 19	13а			7, 10, 13а, 13б
C. portentosa (Dufour) Coem.*	Б-Н	БИП	»	8, 9, 11, 13	8, 13а			9, 13а
C. pyxidata (L.) Hoffm.	М	БИП	»	9, 11, 16, 18				10
C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg.	Б	БИН	»	2, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 5, 8, 13а, 16			9, 13а, 13б
C. rei Schaer.	Б	БИП	»		10, 15			13а
C. squamosa Hoffm. var. *squamosa*	Б	БИП	»	1, 2, 9, 11, 12, 13, 16, 18	4			
C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda	М	БИП	»	8, 9, 12, 13, 16	13а			9, 13а
C. stygia (Fr.) Ruoss*	Б	ЕА	»	2, 8, 9, 10, 11, 13, 16, 18	3, 4, 5, 8, 13а, 13б, 16		18	9, 10, 13а, 13б
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	ГАМ	ГОЛ	»	11, 16, 18				9, 10, 13а
C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg.	Б	БИП	»	11, 16, 18				
C. sulphurina (Michx.) Fr.	Б	БИП	»	8, 12, 13, 18	4, 8			13а
C. uncialis (L.) Weber ex F. H. Wigg.	М	БИП	»	2, 8, 9, 10, 12, 13, 16, 18	3, 4, 8, 13а, 16			9, 10, 13а, 13б
Dactylina arctica (Richards.) Nil.	АА	ГОЛ	*Parmeliaceae*		8			10
Dibaes baeomyces (L. fil.) Rambold et Hertel	Б	БИП	*Baeomycetaceae*	9, 16				
Evernia mesomorpha Nyl.	Б	ГОЛ	*Parmeliaceae*	11				
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, Thell, T. Randlane et A. Saag	АА	ГОЛ	»	8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18	3, 4, 8, 13а		18	10, 13а
F. nivalis (L.) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, Thell, T. Randlane et A. Saag	АА	ГОЛ	»	2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18	3, 4, 8, 13а, 13б		18	7, 9, 10, 13а, 13б
Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti*	ГАМ	ГОЛ	»	11				
H. physodes (L.) Nyl.	М	БИП	»	9, 11, 13, 18	3, 4, 8	6а, 6б		

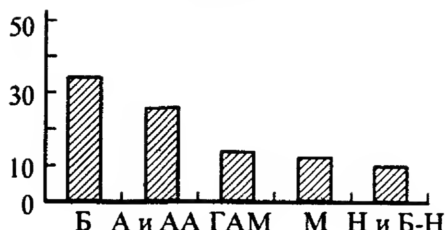
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	Б-Н	БИП	»	11				
H. vittata (Ach.) Parrique	Б	БИП	»		8			
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.	ГАМ	БИП	*Baeomycetaceae*	8, 9, 13	13а, 16			9
Lecanora allophana Nyl.*	Н	БИП	*Lecanoraceae*			6б		
L. argentata (Ach.) Malme*	Н	БИП	»		3, 5			
L. epibryon (Ach.) Ach.*	АА	БИП	»		8			
L. pulicaris (Pers.) Ach.	Н	ГОЛ	»		4			
L. symmicta (Ach.) Ach.	Б	БИП	»			6а, 6б		
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.*	Б	БИП	*Collemataceae*			6б		
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	АА	ГОЛ	*Lobariaceae*		3			
Lopadium pezizoideum (Ach.) Körb.*	?	?	?*Ectolechiaceae*		18			
Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth in V. Wirth*	?	?	*Hymeneliaceae*		8			
Melanelia exasperata (De Not.) Essl.	Б	ГОЛ	*Parmeliaceae*			6б		
M. olivacea (L.) Essl.	Б-Н	ГОЛ	»	9, 11, 12, 13, 18	3, 14, 15	6а, 6б	18	
M. septentrionalis (Lynge) Essl.	Б	ГОЛ	»			6а, 6б		
Micarea incrassata Hedl.*	АА	ГОЛ	*Micareaceae*	11				
Nephroma arcticum (L.) Torss.	АА	ГОЛ	*Nephromataceae*	1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 8, 13а, 16			13а
N. bellum (Spreng.) Tuck.	Б	ГОЛ	»	12, 15, 16, 18	4, 14, 15	6а, 6б		
N. expallidum (Nyl.) Ny.	АА	ГОЛ	»	16	3, 8, 13а, 16			
N. parile (Ach.) Ach.	Б	БИП	»	12, 15		6б	18	
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	ГАМ	ГОЛ	*Pertusariaceae*	11	4, 13а	6б		9, 10, 13а
O. arborea (Kreyer) Almb.*	Б	Е-севАм	»	11				
O. frigida (Sw.) Lynge	АА	БИП	»	1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 18	3, 4, 5, 8, 13а	6б		7, 9, 10, 13а, 13б
O. tartarea (L.) A. Massal.*	?	?	»		8			
O. upsaliensis (L.) A. Massal.*	АА	ГОЛ	»		8			
Parmelia sulcata Taylor	М	БИП	*Parmeliaceae*	11, 18		6а, 6б		
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.	Б	БИП	»	11, 12	3, 4, 5, 14, 15	6а, 6б,	18	
P. hyperopta (Ach.) Arnold	Б	БИП	»	11, 12	4, 5, 14, 15			

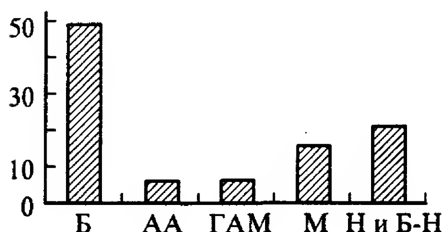
Латинское название вида	Географические элементы		Семейство	Типы растительных сообществ				
	широтные	долготные		Район 1	Район 2	Район 3	Район 4	Район 5
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	ГАМ	ГОЛ	*Peltigeraceae*	8, 9, 10, 11, 12, 16, 18	3, 4, 8, 13a, 16		18	
P. canina (L.) Willd.	М	БИП	»	15, 16, 18			18	
P. degenii Gyeln.	М	БИП	»	16			18	
P. didactyla (With.) L. R. Laundon	М	БИП	»	11, 16, 18	15, 18		18	
P. elisabethae Gyeln.*	Б	ГОЛ	»	9				
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	М	ГОЛ	»	11, 12, 15, 16, 18	3, 8, 14, 15, 16	6а, 6б	18	
P. malacea (Ach.) Funck	Б	БИП	»	9, 10, 11, 12, 16, 17, 18	8		18	
*P. membranacea (Ach.) Nyl.**	Б	ГОЛ	»	11, 16	4, 8, 14		18	
P. neckeri Hepp ex Müll. Arg.*	Б	ГОЛ	»	16, 18	13a	6а	18	
P. polydactylon (Neck.) Hoffm.	Б-Н	БИП	»	11, 16	4, 8, 15, 16	6б	18	
P. ponojensis Gyeln.*	Б-Н	ГОЛ	»	16	15			
P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf*	Б-Н	БИП	»	15	4, 14, 15	6а, 6б		
P. rufescens (Weiss) Humb.	М	БИП	»	9, 11, 16, 18			18	
P. scabrosa Th. Fr.	М	ГОЛ	»	1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 16	3, 4, 8, 13a, 14, 15, 16			7, 10, 13a
P. venosa (L.) Hoffm.	АА	ГОЛ	»			6б		
Pertusaria geminipara (Th. Fr.) C. Knight ex Brodo	ГАМ	Е-севАм	*Pertusariaceae*		4, 8, 13a			
Phaeocalicium compressulum (Nyl.) A. F. W. Schmidt	ГАМ	ГОЛ	*Mycocaliciaceae*			6б		
Physcia aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. var. *alnophila* (Vain.) Lynge*	Б	ГОЛ	*Physciaceae*		14, 15	6б		
P. stellaris (L.) Nyl.*	Н	БИП	»			6б		
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray	АА	БИП	*Pannariaceae*		8			
Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm.	Б	Е-севАм	*Ramalinaceae*			6б		
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue	Б	БИП	»			6б		
R. sinensis Jatta*	Н	ЕА	»			6б		
Rinodina archaea (Ach.) Arnold	Н	БИП	*Physciaceae*		8			
R. exigua (Ach.) Gray	ГАМ	БИП	»		15			
R. gennarii Bagl.*	?	?	»			6б		

Solorina crosea (L.) Ach.	АА	БИП	*Peltigeraceae*	9, 11, 12, 16, 17, 18	4			10
S. saccata (L.) Ach.*	ГАМ	БИП	»	9				
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain	ГАМ	БИП	*Sphaerophoraceae*	8, 9, 10, 11, 13, 18	3, 4, 8, 13а			9, 10, 13а
Stereocaulon alpinum Laurer	АА	БИП	*Stereocaulaceae*	9, 16, 17, 18	8, 16		18	9, 10, 13а
S. condensatum Hoffm.	АА	ГОЛ	»	2, 9, 11, 17, 18				
S. glareosum (Savicz) H. Magn.*	АА	ГОЛ	»	1, 12, 16, 17				
S. paschale (L.) Hoffm.	ГАМ	БИП	»	2, 9, 10, 11, 12, 16, 17, 18	4		18	
S. rivulorum H. Magn.	АА	ГОЛ	»	12, 17				
S. tomentosum Fr. var. *tomentosum*	ГАМ	БИП	»		8			
S. tomentosum Fr. var. *compactum*	ГАМ	БИП	»		8			9, 13а
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	АА	ГОЛ	*Siphulaceae*	9, 10, 18	3, 4, 8, 13а		18	9, 10, 13а
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd. in Humb.) Hale	Б	БИП	*Parmeliaceae*	9, 11, 13				
T. sepincola (Ehrh.) Hale	Б	БИП	»	2, 9, 11, 12, 13	3, 4, 5, 14, 15		18	
Umbilicaria polyphylla (L.) Baumg.*	?	?	*Umbilicariaceae*		9			
Usnea subfloridana Stirt.	Б	БИП	*Parmeliaceae*		13а			
Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr.	АА	БИП	*Pertusariaceae*	11				
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-T. Mattsson et M. J. Lai	Б	ГОЛ	*Parmeliaceae*	2, 9, 11, 12, 15, 16, 18	3. 4, 5, 14, 15	6а, 6б	18	
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.	ГАМ	БИП	*Teloschistaceae*	11				

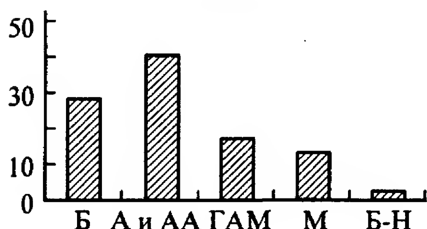
Примечание. * — виды, впервые указанные для Канино-Печорской подпровинции.











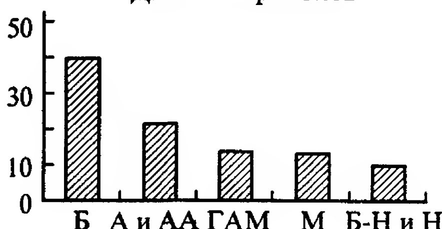


Рис. 2. Распределение видов лишайников по широтным географическим группам.

По горизонтали — широтные группы: А — арктическая, АА — арктоальпийская, ГАМ — гипоарктомонтанная, Б — бореальная, Н — неморальная, Б-Н — бореально-неморальная, М — мультизональная; по вертикали — число видов, % от общего числа видов.

транены плоскобугристые болота травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые на буграх и пушицево-осоково-сфагновые в мочажинах (Липатова, 1980).

В перечисленных выше районах нами было выполнено 110 геоботанических описаний, на основе которых выделено 18 основных типов растительных сообществ (табл. 1). Все изученные сообщества были разделены на зональные, интерзональные и экстразональные на основе ботанико-географического районирования территории (Исаченко, Лавренко, 1980) и зональной типологии сообществ (Миркин и др., 1989).

Номенклатура видов сем. Parmeliaceae дана по последним сводкам T. Randlane, A. Saag (1993) и L. Kärnefelt et al. (1994). Латинские названия других видов приведены по сводке R. Santesson (1993). Принадлежность видов к семействам дана согласно D. Hawksworth с соавт. (1995). При выделении географических элементов основывались на представлениях об ареале видов Н. С. Голубковой (1983). Нами приняты краткие обозначения для широтной группы: А — арктическая, АА — арктоальпийская, ГАМ — гипоарктомонтанная, Б — бореальная, Н — неморальная, Б-Н — бореально-неморальная, М — мультизональная, ? — распространение неясное; долготной группы: БИП — биполярная, ГОЛ — голарктическая, ЕА — евразиатская, Е-севАм — европейско-североамериканская, ? — распространение неясное. Для выражения относительной частоты встречаемости вида в сообществах одного типа использовали шкалу постоянства видов (Миркин и др., 1989) из 4 классов: IV — 100—80 %, III — 79—50, II — 49—20 и I — 19 % и менее.

Гербарные образцы лишайников хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Систематический список лишайников представлен в алфавитном порядке (табл. 2). Для каждого вида приведены следующие данные: характеристика по географическим элементам, принадлежность к семейству, номера типов растительных сообществ, где встречен данный вид.

Общий систематический список по всем изученным районам содержит 139 видов лишайников, относящихся к 47 родам и 24 семействам. Семейства расположились в следующем порядке по убыванию числа видов: *Cladoniaceae* (38), *Parmeliaceae* (26), *Peltigeraceae* (17), *Stereocaulaceae*, *Lecanoraceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae* (по 7), *Alectoriaceae* (6), *Nephromataceae* (4), *Bacidiaceae* (3). 3 семейства представлены двумя видами, 10 — одним. Наибольшее число видов характерно для родов *Cladonia* (38), *Peltigera* (15) и *Stereocaulon* (6), по 5 видов — для *Cetraria*, *Ochrolechia*, *Lecanora*. Несмотря на то что 38 видов лишайников, выявленных нами, отсутствуют в списке М. П. Андреева с соавт. (1997), порядок расположения ведущих семейств и родов в целом согласуется со списком, представленным этими авторами для Канино-Печорской подпровинции. Отсутствие в нем ведущих родов, таких как *Lecidea*, *Aspicilia*, *Rhizocarpon*, *Pertusaria*, можно объяснить отсутствием в изученных нами районах соответствующих субстратов — выходов каменистых и известняковых пород, а также слабой изученностью накипных форм лишайников. Сравнительный географический анализ лихенофлоры изученных районов (рис. 2) показал существенное преобладание бореальных, арктических и арктоальпийских элементов флоры над остальными. В порядке убывания доли бореальных элементов лихенофлоры районы распределились следующим образом: значительное преобладание бореальных элементов характерно для районов 3 (южная точка субарктической поймы), 4 (северная точка субарктической поймы) и 1 (полоса крупноерниковых тундр подзоны южных тундр). При движении к северу соотношение географических элементов лихенофлоры изменяется. Так, в районе 2 (полоса мелкоерниковых тундр подзоны южных тундр) превышение бореальных элементов над арктическими и арктоальпийскими сохранялось, но оно не столь значительно; в районе 5 (северные тундры) арктические и арктоальпийские элементы лихенофлоры преобладали над бореальными. На гипоарктомонтанные и мультизональные элементы во всех исследованных районах приходилось около 30 % лихенофлоры. Доля неморальных и бореально-неморальных видов варьировала от 2 % в районе 5 (наиболее северная точка) до 21 % в районе 3 (наиболее южная точка поймы). В остальных районах доля этих географических элементов лихенофлоры не превышала 10 %.

Подтверждением важной роли субстрата в определении разнообразия арктической лихенофлоры может служить высокая степень взаимосвязи между числом видов лишайников, которые были выявлены в каждом районе, и числом типов растительных сообществ, где были обнаружены эти виды (табл. 3). Так, усредненное для всех районов значение коэффициента корреляции между этими показателями составило 0.98 при $\alpha \leqslant 0.05$. Наиболее богатым видовым составом была представлена лихенофлора правобережья р. Ортина (район 1), где в 12 типах растительных сообществ выявлено 98 таксонов лишайников, из которых отмечено 23 эпифита. Наряду с этим районы, расположенные в субарктических поймах, отличаются наиболее бедной лихенофлорой. В зарослях высокорослых ив и ольховника (район 3) встречено 33 вида, из них 28 — на коре кустарников и мертвой древесине.

В районе 1 нами выделено 2 типа зональных растительных сообществ — это ивняково-крупноерниковые тундры; 5 типов экстразональных, к которым относятся кустарничковые тундры,

ТАБЛИЦА 3

Число таксонов лишайников, выявленных в изученных районах

Район	Число типов растительных сообществ	Число таксонов лишайников
1	12	98
2	9	83
3	1	33
4	1	27
5	4	47

березовые и еловые редколесья; 4 типа интерзональных — ивняки и ивняково-луговые комплексы, плоскобугристые болота, растительность песчаных обнажений; 1 тип антропогенно-нарушенных сообществ — вторичные сообщества на площадках буровых скважин. Наиболее богатой лихенофлорой в этом районе отличались еловые и березовые редколесья, пятнистые кустарничково-лишайниковые тундры и пойменные ивняково-луговые комплексы (см. табл. 1).

Число выявленных видов лишайников в еловых редколесьях составило 63, при этом число видов в каждом из 4 описанных типов островных ельников (разреженный ельник с кустарничково-мохово-лишайниковым покровом, ельник-брусничник зеленомошный, ельник-черничник разнотравно-зеленомошный, ельник кустарничково-зеленомошный с пятнами *Cladonia*) варьировало от 15 до 39. Постоянство видов в пределах данного типа сообществ распределилось следующим образом: к IV классу постоянства отнесены 9 видов эпифитных (*Hypogymnia physodes*, *Bryoria fuscescens*, *Varicellaria rhodocarpa*, *Vulpicida pinastri*) и эпигейных (*Cetraria islandica*, *Cladonia fimbriata*, *C. maxima*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*) лишайников. К I классу постоянства (19 % и менее) мы отнесли 27 видов лишайников, остальные виды были отнесены к промежуточным классам. Следует отметить, что еловые острова — это единственный тип сообществ в пределах тундровой зоны, где мы встретили такие бореальные виды, как *Bryoria capillaris*, *B. furcellata*, *B. fuscescens*, *B. lanestris*, *Micarea incrassata*, *Xanthoria candelaria*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia tubulosa*, и довольно редкий вид *H. bitteri*. Подобную эколого-ценотическую приуроченность лишайников можно хорошо объяснить их субстратной специфичностью — отмеченные виды поселяются в основном на коре ветвей и стволов *Picea obovata*.

Такие экстразональные сообщества, как пятнистые кустарничково-лишайниковые тундры, в районе 1 распространены достаточно широко и приурочены в основном к выположенным вершинам холмов и возвышенностям водоразделов, где преобладают минеральные грунты и отмечается глубокое залегание мерзлотного горизонта (до 1 м и более). Всего в этом типе сообществ было выявлено 47 видов лишайников, в пределах одного фитоценоза число видов колебалось от 17 до 29. Подобное распределение хорошо объясняется анализом такого показателя, как постоянство видов. Так, к IV классу постоянства относятся всего 2 вида (*Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*), к III классу — 13 видов (*Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis* и др.). Во II класс попали 15 видов (*Cladonia gracilis*, *C. crispata*, *C. stellaris*, *Cetraria ericetorum*, *Ochrolechia frigida*, *Solorina crosea*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa*, *P. malacea*, *P. scabrosa*, *Stereocaulon condesatum* и др.). К I классу (1—19 %) отнесены 17 видов (*Cetrariella delisei*, *Cladonia bellidiflora*, *C. macroceras*, *C. pyxidata*, *Dibaes baeomyces*, *Icmadophila ericetorum*, *Solorina saccata*, *Stereocaulon alpinum* и др.). Здесь обитал редкий вид *Peltigera elisabethae*. Таким образом, виды, определяющие ядро лишайниковых группировок пятнистых кустарничково-лишайниковых тундр (IV и III классы постоянства) составляют около 30 % общего видового состава лихенофлоры этих сообществ.

Наименее богатой лихенофлорой в районе правобережья р. Ортина отличались зональные (ивняково-крупноерниковые кустарничково-моховые и кустарничково-мохово-лишайниковые тундры) и интерзональные (ивняки разнотравно-злаковые и разнотравно-моховые) растительные сообщества (см. табл. 1). Видовой состав лишайников в этих группах существенно различался. Так, в ивняково-крупноерниковых тундрах отмечено 12 видов, среди которых наиболее часто встречаются *Ochrolechia frigida*, *Peltigera scabrosa*, *Nephroma arcticum*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, виды родов *Cladonia* и *Stereocaulon*. Для водораздельных ивняков выявлено 11 видов лишайников, наиболее характерными были *Nephroma bellum*, *N. parile*, *Peltigera praetextata*, *P. leucophlebia*, *Cladonia chlorophaea*, *C. fimbriata*, *Vulpicida pinastri*.

Кроме естественных сообществ в районе 1 нами была изучена лихенофлора площадок буровых скважин (9 площадок), где работы были прекращены около 20 лет

назад. Восстановление растительного покрова на площадках находилось на разных стадиях: от пионерно-злаковой до ивняково-разнотравно-злаково-моховой в зависимости от их положения в рельефе, типа грунта, условий увлажнения, степени загрязненности субстрата. Всего было обследовано 33 антропогенно-нарушенных экотопа, таких как окрестности устья скважин, безводные котлованы-отстойники, нефтезагрязненные субстраты и периферия буровых площадок. Лишайники в растительном покрове площадок буровых скважин часто отсутствовали полностью, встреченные виды составляли не более 0.1—0.2 % общего проективного покрытия. К моменту исследований среди пионеров освоения нарушенных экотопов выявлено 54 вида лишайников из 14 родов и 9 семейств, что составляет около 50 % от общего списка лишайников естественной флоры района. В результате исследований установлены значительные различия в освоении лишайниками разных элементов площадок. Так, на днищах котлованов для сбора нефтесодержащих жидкостей обнаружено только 9 видов, на нефтезагрязненных торфах — 15 видов, в районе устья скважин — 34 вида. Частота встречаемости лишайников в нарушенных и загрязненных экотопах сильно варьировала: 11 видов были встречены только в одном экотопе и лишь 15 видов (*Cetraria islandica*, *Cladonia uncialis*, *C. pleurota*, *C. gracilis*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Peltigera rufescens*, *P. malacea*, *P. leucophlebia* и др.) — более чем в 15 % экотопов. Лидирует в освоении антропогенно-нарушенных местообитаний *Peltigera didactyla*, этот вид отмечался на 46 % нарушенных экотопов. Вместе с *Betula nana* и видами рода *Salix* на нарушенную территорию проникают эпифиты — *Hypogymnia physodes*, *Melanelia olivacea*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia sulcata*, *Vulpicida pinastri*.

В районе 2 была изучена лихенофлора 9 типов растительных сообществ: 3 типов зональных (ивняково-мелкоерниковые и мелкоерниковые тундры), 1 типа экстразональных (бугорковатые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры), 4 типов интерзональных (плоскобугристые болота, ивняки и ивняково-луговые комплексы) и 1 типа антропогенно-нарушенных сообществ (см. табл. 1). Наиболее богатой лихенофлорой характеризовались ивняково-мелкоерниковые и бугорковатые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры (44—45 видов). Видовой состав лишайников в этих сообществах был сходным — более половины видов (26) отмечались для обоих типов. Наибольшим постоянством (IV и III классы) в этих сообществах отличались такие виды, как *Cetraria islandica*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *C. stygia*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Hypogymnia physodes*, *Ochrolechia frigida*, *Peltigera aphthosa*, *P. polydactylon*. Ко II классу постоянства отнесены *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cladonia arbuscula* subsp. *arbuscula*, *C. chlorophaea*, *C. coccifera*, *C. cornuta*, *C. rangiferina*, *C. sulphurina*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera membranacea*, *P. scabrosa*, *Pertusaria geminipara*, *Sphaerophorus globosus* и *Thamnolia vermicularis*. Наряду с общими видами каждый из типов сообществ характеризовался рядом специфических черт. Так, с одной стороны, только в ивняково-мелкоерниковых кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах отмечены *Biatora carneoalbida*, *Caloplaca holocarpa*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Lecanora pulicaris*, *Nephroma bellum*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Peltigera praetextata*, *Vulpicida pinastri*, субстратом для которых являются ветви, стволы и комли ив. С другой стороны, только в бугорковатых кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах отмечены лишайники, обитающие на мхах (*Lecanora epibryon*, *Dactylina arctica*, *Hypogymnia vittata*, *Megaspora verrucosa*, *Nephroma expallidum*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Psoroma hypnorum*).

Наименьшим видовым разнообразием в районе 2 отличалась лихенофлора пушицево-осоково-сфагновых мочажин плоскобугристых болотных комплексов. Здесь было выявлено всего 7 видов лишайников. В условиях избыточного увлажнения в данном типе сообществ были способны к существованию *Arctocetraria andrejevii*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia crispata* var. *cetrariiformis*, *C. stygia*, *C. gracilis*.

Наряду с описанием естественных сообществ в районе 2 было проведено обследование площадки буровой скважины, работы на которой окончились в 1985 г. В

окрестностях устья скважины диаметром около 40 м растительный покров отсутствовал, периферия площадки находилась на разнотравно-злаково-моховой стадии зарастания. Здесь среди антропофильных мхов встречен только 1 вид лишайников — *Lopadium pezizoideum*.

В районе 3 лихенофлора была изучена в 7 фитоценозах, относящихся к зональному типу сообществ, которым для этого района (субарктические поймы) являются заросли кустарников. Преобладающим типом растительности были высокие ивняки из *Salix phylicifolia*, *S. hastata*, *S. lanata*, *S. glauca* и заросли кустарников из *Duschekia fruticosa*, *Salix phylicifolia*, *S. hastata*, *S. viminalis*. Последний тип сообществ оказался значительно богаче по видовому составу лишайников, чем заросли чистых ивняков (15 и 32 вида соответственно), за счет появления такого субстрата для эпифитов, как кора ольховника. Следует отметить, что видовой состав лишайников в ивняково-ольховниковых сообществах отличался высокой специфичностью. Так, только на коре *Duschekia fruticosa* встречены *Candelariella lutella*, *Lecanora allophana*, *Leptogium saturninum*, *Melanelia exasperata*, *Physcia aipolia*, *P. stellaris*, *Ramalina dilacerata*, *R. roesleri*, *R. sinensis*, *Rinodina gennarii*, редкий вид *Phaeocalicium compressulum*. Среди зарослей ив и ольховника на почве был обнаружен единственный экземпляр *Peltigera venosa*.

Основным объектом исследований в районе 4 были площадки буровых скважин со сроком окончания работ в 1978—1980 гг. За прошедший период на обследованных площадках сформировались достаточно сходные по структуре и видовому составу разнотравно-мелкозлаково-моховые вторичные сообщества, иногда с разреженным ивняковым подростом. Хорошие темпы восстановления растительного покрова на нарушенных участках в этом районе объясняются расположением площадок буровых скважин в пределах поймы протоки и останцов первой надпойменной террасы (3.5 м над ур. м.). Эти участки систематически подвергаются кратковременному затоплению паводковыми водами, с которыми привносится богатый органикой материал. Активное участие в зарастании таких площадок принимали лишайники рода *Peltigera*, среди которых наиболее часто встречались *P. didactyla*, *P. canina*, *P. leucophlebia*, *P. polydactylon*, *P. rufescens*, формирующие колонии до 50 см в·диам. На периферии площадки, расположенной в пределах останца первой надпойменной террасы и территориально сопряженной с разрушающимися пятнами кустарничково-лишайниковых тундр на песчаном субстрате, сформировалось ивняково-злаково-разнотравно-моховое сообщество. Здесь встречены лишайники из родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*, *Stereocaulon*, на веточках и основаниях стволов ив и ерника обитали обычные виды — *Melanelia olivacea*, *Nephroma parile*, *Peltigera neckeri*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Vulpicida pinastri* и др.

В районе 5 естественная растительность представлена зональными (кустарничково-лишайниковые тундры, приморские осоково-моховые болота) и интерзональными (плоскобугристые болота) сообществами (табл. 1). Наибольшим видовым богатством в этом районе отличалась лихенофлора пушицево-кустарничково-мохово-лишайниковых, иногда мелкоерниковых (стелющаяся форма *Betula tundrarum*) сообществ, приуроченных к буграм плоскобугристых болотных комплексов. Здесь выявлено 36 видов, среди которых к IV классу постоянства отнесены *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Cladonia uncialis* и *Ochrolechia frigida*, к III классу — 9 видов, среди которых *Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *C. bellidiflora*, *C. stygia*, *Ochrolechia androgyna*, *Sphaerophorus globosus*. 23 вида попали во II и I классы постоянства, среди них *Arctocetraria nigricascens* (на веточках березки), *Cetraria ericetorum*, *C. nigricans*, *Cladonia arbuscula*, *C. deformis*, *C. furcata*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Nephroma arcticum*, *Stereocaulon tomentosum* и др. В сообществах этого типа встречен редкий вид *Cladonia luteoalba*.

В пятнистых и полигональных кустарничково-лишайниковых тундрах района 5, приуроченных к морским террасам, видовой состав лишайников также достаточно богат (26 и 27 видов соответственно). К данному типу растительных сообществ были отнесены и встреченные только здесь воронично-цетрариевые тундры с господством

Empetrum hermaphroditum и *Flavocetraria nivalis* (проективное покрытие последнего вида достигает 25 %). Видовой состав лишайников в кустарничково-лишайниковых тундрах района 5 близок к таковому в районе 1. Особенностью района является большая фитоценотическая роль видов *Arctocetraria andrejevii*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria aculeata*, *Cladonia bellidiflora*, *C. subfurcata*, *Ochrolechia androgyna*, *O. frigida*, реже встречается *Dactylina arctica*. На песках в устье р. Песчанка (кустарничково-лишайниковые тундры) отмечены *Cetraria muricata* и *Stereocaulon tomentosum* var. *compactum*.

Наименее богатой лихенофлорой в районе 5 отличались приуроченные к морскому побережью осоково-моховые болота (11 видов лишайников) и пушицево-осоково-сфагновые мочажины плоскобугристых болотных комплексов (13 видов). Состав этих типов сообществ был близок, что объясняется способностью немногих видов обитать в условиях избыточного увлажнения. Наибольшим постоянством в этих сообществах характеризовались *Arctocetraria andrejevii*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora* и *Ochrolechia frigida*.

Заключение

Общий систематический список видов лишайников, выявленных в результате исследований по всем изученным районам дельты р. Печора и припечорских тундр, включает 139 видов, относящихся к 47 родам и 24 семействам. Наиболее богатым видовым составом представлена лихенофлора правобережья р. Ортина на западе Большеземельской тундры (полоса крупноерниковых тундр подзоны южных тундр), где в 12 типах растительных сообществ выявлено 98 видов лишайников, из которых отмечено 23 эпифита. Районы, приуроченные к субарктической пойме, отличаются наиболее бедной лихенофлорой. Так, в зарослях высокорослых ив и ольховника встречено 33 вида, из них 28 — на коре кустарников и мертвой древесине. Впервые для Канино-Печорской подпровинции было отмечено 38 видов лишайников, в том числе редких (*Cladonia luteoalba*, *C. bellidiflora*, *Biatora sphaeroides*, *Hypogymnia bitteri*, *Parmelia sulcata*, *Peltigera elisabethae*, *P. venosa*, *Phaeocalicium compressulum*, *Ramalina sinensis*, *Varicellaria rhodocarpa*).

Сравнительный географический анализ лихенофлоры изученных районов показал отчетливую тенденцию убывания доли бореальных элементов лихенофлоры при продвижении с юга на север.

Восстановление растительного покрова на площадках буровых скважин за 20-летний период после окончания работ (южные тундры) находилось на разных стадиях: от пионерно-злаковой до ивняково-разнотравно-злаково-моховой. Лишайники в растительном покрове площадок часто отсутствовали полностью, встреченные виды составляли не более 0.1—0.2 % общего проективного покрытия. Всего на нарушенных экотопах выявлено 54 вида лишайников из 14 родов и 9 семейств, что составляет около 50 % от общего списка лишайников естественной флоры района. Это свидетельствует как о существенном обеднении лихенофлоры региона под влиянием нефтегазоразведочных работ, так и о значительном снижении доли участия лишайников при восстановлении тундровых сообществ.

Работа выполнена при поддержке гранта ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения» (темы: 05.09.01 и 05.09.04 в проекте «Природная и антропогенная динамика арктических экосистем»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П., Котлов Ю. В., Макарова И. И. Биологическое разнообразие лишайников Русской Арктики (таксономический состав и предварительный анализ) // Новости сист. низш. раст. Т. 31. СПб., 1996. С. 82—94.

Атлас Арктики. М., 1985. 204 с.
Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.
Грибова С. А. Тундры // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 29—69.
Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Там же. 1980. С. 10—22.
Карта растительности европейской части СССР. Канино-Тиманская и Малоземельская тундра (западная часть Ненецкого национального округа) / Науч. ред. С. А. Грибова, Е. М. Лавренко. Л., 1974.
Кременецкий К. В., МакДональд Г. М., Галабала Р. О. и др. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 10—25.
Ливеровский Ю. А. Геоморфология и четвертичные отложения северных частей Печорского бассейна // Тр. геоморфологического института. Л., 1933. Вып. 7. С. 5—74.
Липатова В. В. Растительность пойм // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 346—372.
Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 222 с.
Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.
Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.
Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens of the Russian Arctic (including lichenicolous fungi) // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.
Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Dictionary of the fungi. CAB INTERNATIONAL, 1995. 616 p.
Kärnefelt I., Thell A., Randlane T., Saag A. The genus *Flavocetraria* Kärnef. et Thell (*Parmeliaceae*) and its affinities // Acta Bot. Fennica. Helsinki, 1994. Vol. 150. P. 79—86.
Randlane T., Saag A. Worls list of cetrarioid lichens // Mycotaxon. 1993. Vol. 47. P. 395—403.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Институт биологии Коми
научного центра УрО РАН
Сыктывкар
E-mail: tundra@biology.komitex.ru

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

The lichen flora of the Pechora river flood, Ortina river right-bank and middle part of the Bolvansky Nose Peninsula situated on the west of the Bolshezemelskaya tundra, and area near Peschanka Lake situated on the east of Malozemelskaya tundra are studied. The total list of lichens included 139 species. 38 species of lichens were recorded for the first time for Kanin-Pechora subprovince, including the rare species (*Cladonia luteoalba*, *C. bellidiflora*, *Biatora sphaeroides*, *Hypogymnia bitteri*, *H. vittata*, *Parmelia sulcata*, *Peltigera elisabethae*, *P. venosa*, *Phaeocalicium compressulum*, *Ramalina sinensis*, *Varicellaria rhodocarpa*). Significant impoverishment of lichen flora due to the influence of the oil-and-gas industrial objects and decrease in lichen shares in secondary communities during last 20 years were shown.

УДК 581.9 (571.121)

© О. В. Ребристая

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕВЕРНОЙ ЛЕСОТУНДРЫ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЯМАЛА

O. V. REBRISTAYA. PHYTOGEOGRAPHIC FEATURES OF THE NORTH FOREST-TUNDRA IN THE SOUTH-EASTERN YAMAL PENINSULA

Приводится общая и внутриландшафтная характеристика лесотундровой локальной флоры (ЛФ) «Сюнай-Сале» юго-восточного Ямала, сравнение ее с 7 южными локальными флорами других регионов Арктики и с локальными флорами Ямала. ЛФ «Сюнай-Сале» выделяется видовым богатством среди других локальных флор Ямала: 223 вида и подвида из 107 родов, 45 семейств. По таксономической и географической структуре эта флора сближается с восточноевропейскими лесотундровыми флорами: выше коэффициент сходства видового состава, преобладают семейства, свойственные бореальным флорам, доминирует бореальная фракция с малым участием видов арктической. По сравнению с сибирскими флорами в ней снижено участие семейств *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*. Анализ 4 крупных выделов на уровне макро- и мезоэкотонов показал гетерогенность ЛФ. Наиболее богата видами сосудистых растений дельта Оби, наименее — водоразделы с тундровой растительностью, последние сохраняют максимум эвритопных видов, а также наибольший процент видов арктической фракции. Анализ активности видов показал абсолютное преобладание низко- и неактивных видов как в объединенных парциальных флорах, так и в ЛФ в целом.

Ключевые слова: флора, локальная флора, конкретная флора, лесотундра, Ямал, таксономическая и географическая структура, активность видов.

П-ов Ямал расположен на севере Западносибирской низменности между Байдарацкой и Обской губами, протянувшись с севера на юг более чем на 750 км. Его южную границу мы проводим от вершины Байдарацкой губы к месту выхода дельты Оби в Обскую губу; таким образом, Ямал мы принимаем в узких рамках как собственно полуостров, полностью покрытый четвертичными отложениями, с его своеобразной плейстоцен-голоценовой историей. Приуральская часть с выходами коренных пород и небольшими хребтами в бассейне р. Щучьей — переходная от гор Полярного Урала к равнине п-ова Ямал — остается вне нашего рассмотрения.

Несмотря на интенсивные флористические исследования на Ямале в течение последних двух десятилетий, южная его часть, относящаяся к северной лесотундре, оставалась неизученной. Сведения о флоре базировались на спорадических флористических сборах начала XX в. (Пигнатти, 1915), геоботанических работах (Андреев, 1934; Кац, 1939; Николаева, 1941; Боч и др., 1971а, б) и публикациях о лесной растительности юго-восточного Ямала (Плотников, 1984; Семериков и др., 1995).

Летом 1996 г. в течение почти 3 недель (24 июля—10 августа) группе ботаников Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в составе флориста-геоботаника О. В. Ребристой, бриологов И. В. Чернядьевой и Е. Ю. Кузьминой довелось работать в окрестностях пос. Сюнай-Сале (66 55′ с. ш., 71 20′ в. д.) на юго-восточном побережье Ямала, в месте выхода дельты р. Оби в Обскую губу (рис. 1, *Б*, *3*), с целью выявить флору сосудистых растений и мохообразных, описать основные растительные группировки. Район работ охватывал коренной берег полуострова между реками Большая и Малая Харутта, до 5—7 км в глубь материковой части и прилегающую часть дельты Оби до проток Юмба и Хамапельская Обь, а также берег Обской губы в районе Вардроперского сора—самого южного залива Обской губы (рис. 1, *А*). Площадь обследованного участка около 100 км². Согласно ботанико-географическо-

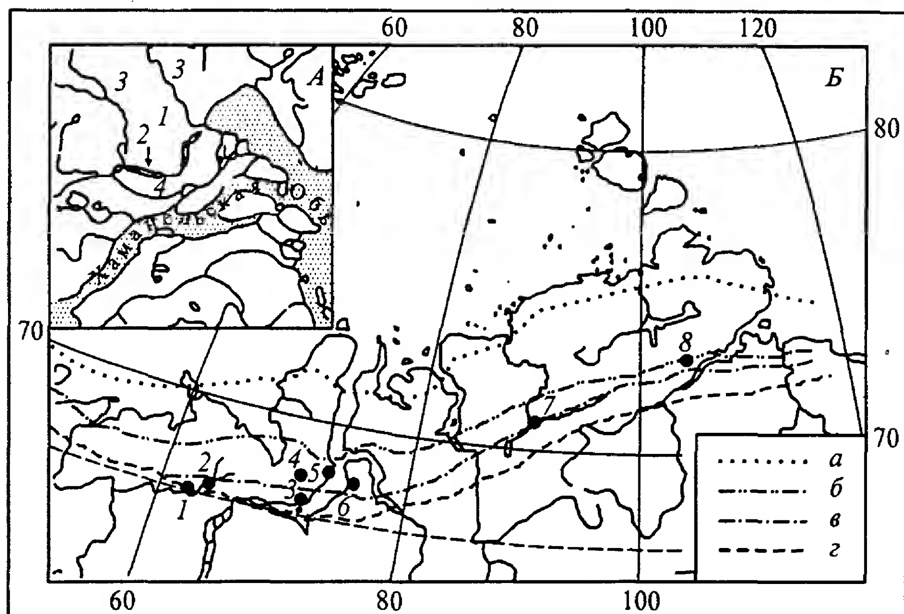


Рис. 1. Местонахождение ЛФ «Сюнай-Сале» (А) и сравниваемых локальных флор (Б).

А — расположение макро- и мезоэкотопов: *1* — водоразделы, *2* — склон коренного берега, *3* — долины рек, *4* — долина Обской дельты. Б — местонахождение локальных флор: *1* — «Сивая Маска», *2* — «Лек-Воркута», *3* — «Сюнай-Сале», *4* — «Хадыта», *5* — «Лаптаяха», *6* — «Лайяха», *7* — «Кресты», *8* — «Ары-Мас». Южные границы подзон: *а* — арктических тундр, *б* — северных гипоарктических тундр, *в* — южных гипоарктических тундр, *г* — северной лесотундры.

му районированию эта территория относится к подзоне северной лесотундры (Аврамчик, 1969; Боч и др., 1971а). В работах В. Д. Александровой (1977), Б. А. Юрцева с соавт. (1978), не выделяющих самостоятельно подзону северной лесотундры, эта территория включена в подзону южных гипоарктических (субарктических; Ильина и др., 1985) тундр.

Согласно данным метеостанции Новый Порт, расположенной на побережье Обской губы чуть севернее района исследования, среднегодовая температура воздуха на юго-востоке Ямала –9.1 С, период с положительными температурами продолжается 3.5 мес, причем с середины июля до середины августа средняя температура держится выше 10 С. Самым теплым месяцем является июль, когда в отдельные дни температура поднимается до 30 С. Ежегодно выпадает около 300 мм осадков, однако в отдельные годы их количество возрастает до 350 мм. Ежемесячное количество осадков в вегетационный период вдвое больше, чем зимой, оно максимально в июле и августе — по 45 мм. Образование устойчивого снежного покрова происходит в среднем в конце сентября, а таяние — в первой декаде июня. (Природа..., 1995). Таким образом, климатические условия оказываются достаточно благоприятными для развития не только тундровой, но и бореальной растительности.

По природным особенностям в районе выделяются 2 контрастных ландшафта: 1) материковая часть с долинами речек и озерными депрессиями на водоразделах, где сочетаются 3 типа макроэкотопов — водоразделы (В), долины малых рек с хорошо развитыми террасами (Т) и склон коренного берега Оби (С); 2) дельта Оби (Д) с многочисленными островами и протоками, почти полностью заливаемая в половодье.

Материковая часть представляет собой низкую (около 10 м над ур. м., отдельные холмы достигают 20 м, максимальная высота 23 м над ур. м.), достаточно хорошо дренированную равнину, слабо изрезанную, с системами мелких озер, дающих начало речкам, текущим в Обь. Пологие склоны увалов заняты кустарничково-осоково-мохово-лишайниковой (*Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Carex globularis*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Cladina rangiferina*,

C. arbuscula и др.) бугорково-западинной или кустарничково-кочкарнопушицевой моховой (*Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum lenense*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum angustum*, *Hylocomium splendens*) тундрой, на их слабо дренированных вершинах развиты плоско-полигональные тундрово-болотные комплексы, где мочажины составляют около 20 %. На песчаных выходах доминирует куртинная кустарничковая (*Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Carex arctisibirica*, виды *Polytrichum*, *Gymnomytrion*) тундра. Озерные депрессии неглубокие — не более 3—5 м, их берега представляют собой крутые склоны, поросшие ерником, а в котловинах развиты вахтовые, сабельниково-осоковые, пушицево-осоковые болота с доминированием *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *C. limosa*.

Реки Большая и Малая Харутта сильно извилистые, с неширокой долиной — узкой поймой и хорошо выраженной надпойменной террасой. Терраса представляет собой единственный в районе экотоп с древесной растительностью, где постоянно встречаются березовые редколесья (*Betula pubescens*), единичные лиственницы, рябина. Большие площади заняты высокими ольховниками и ивняками (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*). На небольших участках террас в излучинах рек на песчаных наносах развиты разнотравно-вороничные (*Polygonum bistorta*, *Tanacetum bipinnatum*, *Polygonum ocreatum*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Salix nummularia*) тундры, чередующиеся с осоковыми и злаково-осоковыми (*Carex aquatilis*, *Calamagrostis neglecta*, *Alopecurus aequalis*) западинами заросших стариц.

Материковая часть круто обрывается в долину Оби, образуя своеобразный четко прослеживающийся по всему северному участку дельты уступ восточной и южной экспозиции высотой около 10 м. Растительность крутого склона восточной экспозиций представляет собой чередование ерниковых (*Betula nana*) и ивняковых (*Salix glauca*, *S. hastata*, *S. phylicifolia*) зарослей с кустарничковыми тундрами (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. myrtillus*, *Linnaea borealis*) и мелкотравными лугами (*Festuca ovina*, *Equisetum arvense*, *Antennaria dioica*, *Solidago lapponica* и др.). Склоны южной экспозиции покрыты можжевеловыми, ерниковыми, ольховыми и ивняковыми зарослями в сочетании с суходольными лугами, богатыми по видовому составу (*Trollius asiaticus*, *Veronica longifolia*, *Geranium krylovii*, *Equisetum arvense*, *Solidago lapponica*, *Veratrum lobelianum* и др.). У подножия склона доминируют ивняки (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*), перемежающиеся с мезофитными лугами (*Rubus arcticus*, *Galium boreale*, *Alchemilla murbeckiana*, *Ranunculus glabriusculus*, *Trisetum spicatum*, *Phleum commutatum* и др.).

Дельта Оби представляет собой плоскую низину, сильно заболоченную, заливаемую в половодье. На относительно высоких участках развиты ольховники и ивняки, переходящие в заболоченные луга с высокотравьем (*Filipendula ulmaria*, *Ptarmica salicifolia* и др.), разнотравно (*Vicia sepium*, *V. cracca*, *Pedicularis ochroleuca*, виды *Galium*) -осоковые (*Carex juncella*) и осоковые (*Carex aquatilis*) болота. Своеобразна растительность илистых отмелей с *Cicuta virosa*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Beckmannia borealis* и др.

ЛФ «Сюнай-Сале» — единственная изученная на Ямале из подзоны северной лесотундры.

Список видов сосудистых растений ЛФ «Сюнай-Сале»

Названия видов приводятся по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с дополнением по сводке С. К. Черепанова (1995), особенно в случаях более узкого понимания видов.

Буквы после названия вида указывают на распространение его в макро- и мезоэкотопах (см. выше). Цифра после названия вида означает ландшафтную активность (1 — неактивные, 2 — низкоактивные, 3 — среднеактивные, 4 — высокоактивные, 5 — особоактивные; по: Юрцев, 1968; Ребристая, 1995). Виды, впервые

найденные на Ямале, выделены полужирным шрифтом (некоторые из них были ранее найдены только в приуральской части, т. е. отсутствовали собственно на полуострове), для них приводится характер распространения. Практически все впервые найденные виды находятся на северной границе своего ареала в данном регионе.

Lycopodiaceae. Lycopodium alpinum L. — В, Т, С, Д; 2. L. annotinum L. — В, С; 2. *L. dubium* Zoega — В, Т, С, Д; 1. *L. lagopus* (Laest.) Zinserl. et Kuzen. — В, С; 1.

Equisetaceae. Equisetum arvense L. — С, Д; 4. *E. boreale* Bong. — В, Т, С; 3. *E. fluviatile* L. — Д; 3. *E. palustre* L. — В, Т, С, Д; 3. *E. pratense* Ehrh. — В, С; 2. *E. sylvaticum* L. — С; 2.

Pinaceae. Larix sibirica Ledeb. — В, Т; 2.

Cupressaceae. ***Juniperus sibirica*** Burgsd. — Т, С; 3; часто на склонах коренного берега дельты р. Оби; образует заросли до 1 м выс.

Potamogetonaceae. ***Potamogeton natans*** L. — Т; 2; встречается изредка в воде малых рек.

Sparganiaceae. Sparganium hyperboreum Laest. — Т, Д; 3.

Poaceae. Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — В, Т; 2. *H. arctica* C. Presl — Т; 1. ***Phleum commutatum*** Gaud. — Д; 1; встречается редко в небольшом обилии в луговых сообществах у подножия коренного берега дельты Оби. ***Alopecurus aequalis*** L. — Т; 2; встречается очень редко на наилках по берегам стариц в долине р. Малая Харутта. *A. alpestris* (Wahlenb.) Czer. — Т, С, Д; 3. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Grieseb. — Т; 1. ***Agrostis borealis*** Hartm. — Т, С, Д; 2; встречается изредка на песчаных береговых склонах в нивальных мелкотравных сообществах. *A. stolonifera* L. — Т, Д; 1. *Calamagrostis groenlandica* (Schrank) Kunth — В; 2. *C. langsdorffii* (Link) Trin. — Т, С, Д; 4. *C. lapponica* (Wahlenb.) Hartm. — В, С; 2. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — Т, С, Д; 3. ***C. stricta*** (Timm) Koel — Д; 2; растет в луговых сообществах в долине дельты Оби. *C. purpurea* (Trin.) Trin. — Т, С, Д; 3. *Deschampsia glauca* C. Hartm. — Д; 1. *D. obensis* Roshev. — Д; 1. *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. — Д; 2. *Trisetum molle* (Michx.) Kunth — Д; 1. *T. spicatim* (L.) K. Richt. — Т, Д; 2. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena* — В, Т, С, Д; 3. *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — Т, С, Д; 2. *P. alpina* L. — С; 2. *P. arctica* R. Br. — В, Т, Д; 2. *P. palustris* L. — Д; 1. *P. pratensis* L. — Т, С, Д; 3. *P. sublanata* Reverd. — С; 2. *Dupontia fisheri* R. Br. — Д; 1. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — Т, Д; 2. *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. f. — В; 1. *F. ovina* L. — В, Т, С, Д; 4. *F. rubra* L. — В, Т, С, Д; 3. *F. cryophila* V. Krecz. et Bobr. — В, Т, С, Д; 2. ***Beckmannia borealis*** (Tzvel.) Probat. — Д; 2; встречается в долине дельты Оби по берегам проток, на наилках.

Cyperaceae. Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. — В; 2. *E. medium* Anderss. — В, Д; 2. *E. polystachion* L. — В, Т, Д; 3. *E. russeolum* Fries — В, Т, Д; 2. *E. scheuchzeri* Hoppe — Т, Д; 2. *E. vaginatum* L. — В, Т, Д; 4. *Carex aquatilis* Wahlenb. — В, Т, Д; 3. *C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer. — В, Т, С; 2. *C. brunnescens* (Pers.) Poir. — В, Д; 2. *C. chordorrhiza* Ehrh. — В, Т, Д; 3. *C. canescens* L. — В, Т, Д; 1; встречается изредка в сырых лугах, по окраинам болот. *C. concolor* R. Br. — В, Т; 2. *C. globularis* L. — В, Т, С, Д; 4. *C. juncella* (Fries) Th. Fries — Т, Д; 3. *C. lachenalii* Schkuhr — Т, Д; 1. *C. lapponica* O. Lang — В, Т, Д; 2. ***C. limosa*** L. — В, Т, Д; 2; растет в осоковых болотах, более обилен, чем *C. magellanica* и *C. rariflora*. ***C. magellanica*** Lamb. — В, Т, Д; 1; изредка в осоковых гипновых болотах вокруг озер. *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — В; 1. ***C. rostrata*** Stokes — В, Т; 2; образует заросли в протоках между озер, по краям стариц. *C. rotundata* Wahlenb. — В; 2.

Juncaceae. Juncus biglumis L. — В, Д; 1. ***J. brachyspathus*** Maxim. — Д; 2: растет вдоль троп на нивальных участках. ***J. bufonius*** L. — В, Д; 2; разрастается на тропах и дорожках, особенно близ поселка; возможно, занесен. *J. castaneus* Smith — В; 1. *J. filiformis* L. — Д; 1. *J. trifidus* L. — Т, С; 2. *Luzula confusa* Lindl. — В, Т, С; 2. *L. frigida* (Buchen.) Sam. — В, Т, Д; 3. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. — В, Т, С, Д; 2. *L. wahlenbergii* Rupr. — В, Д; 2.

Liliaceae. Tofieldia coccinea Richards. — В; 2. *Veratrum lobelianum* Bernh. — В, Т, С, Д; 3.

Orchidaceae. Corallorhiza trifida Chatel. — С. 1.

Salicaceae. Salix arctica Pall. — В; 1. ***S. dasyclados*** Wimm. — Т; 2; встречается на террасах рек, впадающих в дельту Оби, многоствольные деревья до 3—4 м выс. *S. glauca* L. — В, Т, С, Д; 5. *S. hastata* L. — В, Т, С, Д; 3. *S. lanata* L. — В, Т, С, Д; 4. *S. lapponum* L. — В, Т, Д; 3. *S. myrtilloides* L. — В, Д; 2. ***S. myrsinifolia*** Salisb. — Д; 3; встречается часто в зарослях ив (среди *S. lanata* и *S. glauca*). *S. nummularia* Anderss. — В, Т, С; 3. *S. phylicifolia* L. — В, Т, С, Д; 3. *S. pulchra* Cham. — В, Т; 2. *S. viminalis* L. — Т, Д; 2. ***S.*** aff. ***ovalifolia*** Trautv. — В; 1; найден на вершине водораздельного увала в осоково-кустарничковой тундре.

Betulaceae. Betula nana L. — В, Т, С, Д; 5. *B. pubescens* Ehrh. — Т; 2. *B. tortuosa* Ledeb. — С; 1. *Alnus fruticosa* Rupr. — В, Т, С, Д; 4.

Polygonaceae. Rumex lapponicus (Hiit.) Czernov — С, Д; 2. *R. graminifolius* Lamb. — Т; 1. *R. protractus* Rech. f. — Д; 2. ***R. thyrsiflorus*** Fingerh. — Т, С, Д; 2; растет в нижней части склона коренного берега дельты Оби, у подножия склонов речных террас — в мезофитных лугах; встречается более часто и обильно, чем *R. lapponicus*. *Polygonum bistorta* L. — В, Т, С, Д; 3. *P. humifusum* Pall. ex Ledeb. — С; 2. *P. ocreatum* L. — Т; 1. *P. viviparum* L. — В, Т, С, Д; 3.

Portulacaceae. Montia fontana L. — Д; 3.

Caryophyllaceae. Stellaria crassifolia Ehrh. — В, Т, Д; 3. *S. longifolia* Muehl. ex Willd. — В, Т, С, Д; 3; встречается довольно часто на луговых склонах, среди зарослей кустарников. ***S. media*** (L.) Vill. — С, Д; 2; растет вдоль дорог около поселка, на нарушенных участках в долине дельты; возможно, заносное, но полностью натурализовалось. *S. palustris* Retz. — В, Т, Д; 3. *S. peduncularis* Bunge — В, Т, С; 2. *Cerastium jenisejense* Hult. — Т, Д; 2. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — В, Т, С, Д; 3. *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. — С; 1.

Ranunculaceae. Caltha palustris L. — В, Т, Д; 3. *Trollius asiaticus* L. — В, Т, С, Д; 3. *Ranunculus borealis* Trautv. — С; 1. *R. glabriusculus* Rupr. — В, Т, С, Д; 3. *R. gmelinii* DC. — Т, Д; 3. *R. hyperboreus* Rottb. — Д; 3. *R. lapponicus* L. — В, Т; 1. *R. monophyllus* Ovcz. — Т, С, Д; 2. *R. pallasii* Schlecht. — В, Т, Д; 2. *R. repens* L. — С, Д; 3. *R. reptans* L. — Т, Д; 2. *R. spetsbergensis* (Nath.) Hadač — Т; 1.

Brassicaceae. ***Erysimum cheiranthoides*** L. — С; 1; найден на крутом песчаном склоне южной экспозиции в разнотравном луговом сообществе. *Rorippa palustris* (L.) Bess. — С; 1. *Cardamine macrophylla* Willd. — Т, Д; 1. *C. pratensis* L. — В, Т, Д; 2. *Draba hirta* L. — С; 2.

Parnassiaceae. Parnassia palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult. — В, Т, С, Д; 3.

Saxifragaceae. Saxifraga aestivalis Fisch. et Mey. — Д; 1. *S. cernua* L. — Т, С, Д; 2. *Chrysosplenium sibiricum* (Ser. ex DC.) Charkev. — Т, Д; 2. *C. tetrandrum* (Lund ex Malmr.) Th. Fries — Д; 1.

Grossulariaceae. ***Ribes glabellum*** (Trautv. et Mey.) Hedl. — Т, Д; 1; найден на террасе р. Большая Харутта под пологом рябины и березы.

Rosaceae. ***Sorbus sibirica*** Hedl. — Т, С; 2; обычен на террасе р. Харутта (5—6-метровые одноствольные деревья), найден также на вершине коренного берега дельты Оби (кустарниковая форма). *Rubus arcticus* L. — В, Т, С, Д; 3. *R. chamaemorus* L. — В, Т, С, Д; 3. *Comarum palustre* L. — В, Т, Д; 3. *Sibbaldia procumbens* L. — Т, Д; 2. ***Geum rivale*** L. — Д; 2; растет в луговых группировках по опушке высоких зарослей ивняка и ольховника в долине дельты Оби. ***Filipendula ulmaria*** (L.) Maxim. — Д; 2; встречается по опушке кустарниковых зарослей у подножия склона коренного берега и надпойменной террасы дельты Оби. ***Alchemilla murbeckiana*** Buser — С, Д; 2; встречается довольно часто на лугах в долине дельты Оби. *Rosa acicularis* Lindl. — С; 1.

Fabaceae. Vicia cracca L. — Д; 2. ***V. sepium*** L. — Д; 2; обычно в небольшом обилии в осоковых болотах в долине дельты Оби.

Geraniaceae. Geranium krylovii Tzvel. (*G. albiflorum* auct.) — Т, С, Д; 2.

Empetraceae. Empetrum subholarcticum V. Vassil. — В, Т, С; 3.

Violaceae. Viola biflora L. — Т, С; 2. *V. epipsiloides* A. et D. Löve — В, Т, Д; 2.

Onagraceae. Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — В; 1. *E. palustre* L. — В, Т, Д; 3. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. — С; 3.

Hippuridaceae. Hippuris lanceolata Retz. — Д; 2. *H. vulgaris* L. — В, Т, Д; 2.

Apiaceae. Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. subsp. *aemula* (Woronov) Soó — С, Д; 1. *Cicuta virosa* L. — Д; 3. ***Conioselinum tataricum*** Hoffm. — С, Д; 2; встречается единично в луговых сообществах. *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch. — Т, С, Д; 2.

Pyrolaceae. Pyrola grandiflora Rad. — В, Т; 1. *P. minor* L. — В, Т, С; 2.

Ericaceae. Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — В, Т, С, Д; 4. *L. palustre* L. — Д; 2. ***Loiseleuria procumbens*** (L.) Desv. — В; 1; найден на вершине песчаного холма в куртинной кустарничковой тундре. *Andromeda polifolia* L. subsp. *pumila* V. Vinogradova — В, Т, Д; 3. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench — В, Д; 3. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — В, Т, С; 2. *Vaccinium myrtillus* L. — С, Д; 3. *V. uliginosum* L. subsp. *uliginosum* — Д; 1. *V. uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — В, Т, С, Д; 4. *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — В, Т, С, Д; 4. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. — В, Д; 2.

Primulaceae. ***Naumburgia thyrsiflora*** (L.) Reichenb. — Д; 3; встречается довольно часто по отмелым илистым берегам проток, по сырым понижениям в дельте Оби. *Trientalis europaea* L. — В, Т, С, Д; 3.

Limoniaceae. Armeria maritima (Miller) Willd. — В; 1.

Menyanthaceae. Menyanthes trifoliata L. — В, Т, Д; 3.

Polemoniaceae. Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — В, Т, С, Д; 2.

Boraginaceae. Myosotis palustris (L.) L. — Т, С, Д; 3.

Lamiaceae. Lamium album L. — С; 3.

Scrophulariaceae. Veronica longifolia L. — Т, С, Д; 3. *Euphrasia frigida* Pugsl. — С; 2. *Pedicularis albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhevn. — В, Т; 1. *P. hyperborea* Vved. — Д; 1. *P. interioroides* (Hult.) A. Khokhr. — Т, С, Д; 2. *P. karoi* Freyn — Д; 1. *P. labradorica* Wirsing — В, Т, С, Д; 3. *P. lapponica* L. — В; 1. ***P. ochroleuca*** (Laest.) Rebr. — Д; 2; довольно часто в осоковых болотах в долине дельты Оби. ***Rhinanthus minor*** L. — Д; 1; найден на прогалине среди ивняковых зарослей в долине дельты Оби.

Lentibulariaceae. Pinguicula villosa L. — В, Д; 1.

Rubiaceae. Galium boreale L. — Т, С, Д; 2. *G. brandegei* A. Gray — Т, Д; 2. *G. palustre* L. — В, Т, Д; 3. *G. uliginosum* L. — В, Т, Д; 3.

Caprifoliaceae. ***Lonicera altaica*** Pall. — Т; 1; найден на террасе р. Малая Харутта под пологом лиственницы. *Linnaea borealis* L. — В, Т, С, Д; 3.

Adoxaceae. Adoxa moschatellina L. — В, Т, С, Д; 3.

Valerianaceae. Valeriana capitata Pall. ex Link. — Т; 1.

Campanulaceae. Campanula rotundifolia L. — Т, С; 1.

Asteraceae. Solidago lapponica With. — Т, С; 3. *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm. — Т, С; 1. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. — Т, С; 2. *Omalotheca supina* (L.) DC. — Т, С, Д; 2. *Ptarmica salicifolia* (Bess.) Serg. — Д; 2. *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip. — Т, С; 2. *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. — С, Д; 2. *T. subpolare* Pobed. — С; 1. *Artemisia tilesii* Ledeb. — С; 2. *Petasites frigidus* (L.) Fries — В, Т, Д; 2. *Senecio congestus* R. Br. — Т, Д; 2. ***S. nemorensis*** L. — Т, Д; 1; найден на лугу, на опушке кустарниковых зарослей в долине дельты Оби. ***Cirsium helenioides*** (L.) Hill — С; 1; найден на крутом склоне южной экспозиции песчаного останца в долине дельты Оби. *Lactuca sibirica* (L.) Benth. — С, Д; 1. *Taraxacum ceratophorum* DC. — С; 2. *T. macilentum* Dahlst. — С; 1. *T. nivale* Lange ex Kihlm. — С; 1. *Crepis nigrescens* Pohle — Т; 2. *Hieracium alpinum* L. — Т, С; 3. ***H. congruens*** Norrl. — Т, С; 2; довольно часто на сухих разнотравных склонах, речных террасах. ***H. dolabratum*** (Norrl.) Norrl. — Т, С; 2; встречается вместе с предыдущим видом, но несколько реже.

Локальная флора (ЛФ) «Сюнай-Сале» значительно отличается от всех других локальных флор Ямала своим богатством, таксономической и географической структурой. Впервые на Ямале найдены 36 видов, получили гербарное подтверждение более 20 видов, ранее собиравшиеся другими коллекторами на крайнем юге полуострова и известные нам лишь по литературе (Пигнатти, 1915; Флора..., 1927—1964; Плотников, 1984; Семериков и др., 1995). Для выявления региональных особенностей ЛФ «Сюнай-Сале» было проведено ее сравнение с 7 локальными флорами соседних секторов Арктики: восточноевропейский сектор — ЛФ «Сивая Маска» (южная лесотундра), ЛФ «Лек-Воркута» (северная лесотундра); западносибирский сектор — ЛФ «Хадыта» (экотонная полоса между северной лесотундрой и южной гипоарктической тундрой, вероятно, антропогенный вариант северной лесотундры), ЛФ «Лаптаяха» (южная гипоарктическая тундра), ЛФ «Лайяха» (экотонная полоса между северной лесотундрой и южной гипоарктической тундрой); таймырский сектор — ЛФ «Кресты» (южная гипоарктическая тундра), ЛФ «Ары-Мас» (южная гипоарктическая тундра, по: Матвеева, 1998; лесной остров в пределах северной гипоарктической тундры, по: Юрцев и др., 1978) (рис. 1, Б; табл. 1).

ЛФ «Сюнай-Сале» насчитывает 223 таксона (221 вид и 2 подвида), относящиеся к 107 родам, 45 семействам. Она является самой богатой из локальных флор Ямала не только по числу видов, но и по числу родов и семейств: ЛФ «Сюнай-Сале» на 42 вида, 16 родов и 5 семейств богаче ЛФ «Хадыта», расположенной в верховьях р. Хадыты в срединной части Южного Ямала, в 90 км северо-северо-западнее ЛФ

ТАБЛИЦА 1

Таксономическое богатство локальных флор

Регион	Локальная флора и ее обозначение	Подзона	Широта, °с.ш.	Число			Литературный источник
				видов	родов	семейств	
Восток Большеземельской тундры	Сивая Маска (СМ)	Южная лесотундра	66°40′	225	120	47	Катенин и др., 1970
	Лек-Воркута (ЛВ)	Северная лесотундра (СЛ)	67°10′	212	113	42	Ребристая, 1977
П-ов Ямал	Сюнай-Сале (Сю)	Северная лесотундра	66°55′	223	107	45	Данные автора
	Хадыта (Ха)	Экотон СЛ — южная гипоарктическая тундра	67°35′	181	92	41	Данные автора
	Лаптаяха (Лап)	Южная гипоарктическая тундра	68°20′	192	94	38	Данные автора
Тазовский п-ов	Лайяха (Лай)	Экотон СЛ — южная гипоарктическая тундра	68°05′	215	100	43	Ребристая и др., 1989
Таймыр	Кресты (Кр)	Южная гипоарктическая тундра	70°52′	241	114	44	Матвеева, Заноха, 1986
	Ары-Мас (АМ)	Южная гипоарктическая тундра (?)	72°30′	256	107	43	Варгина, 1978

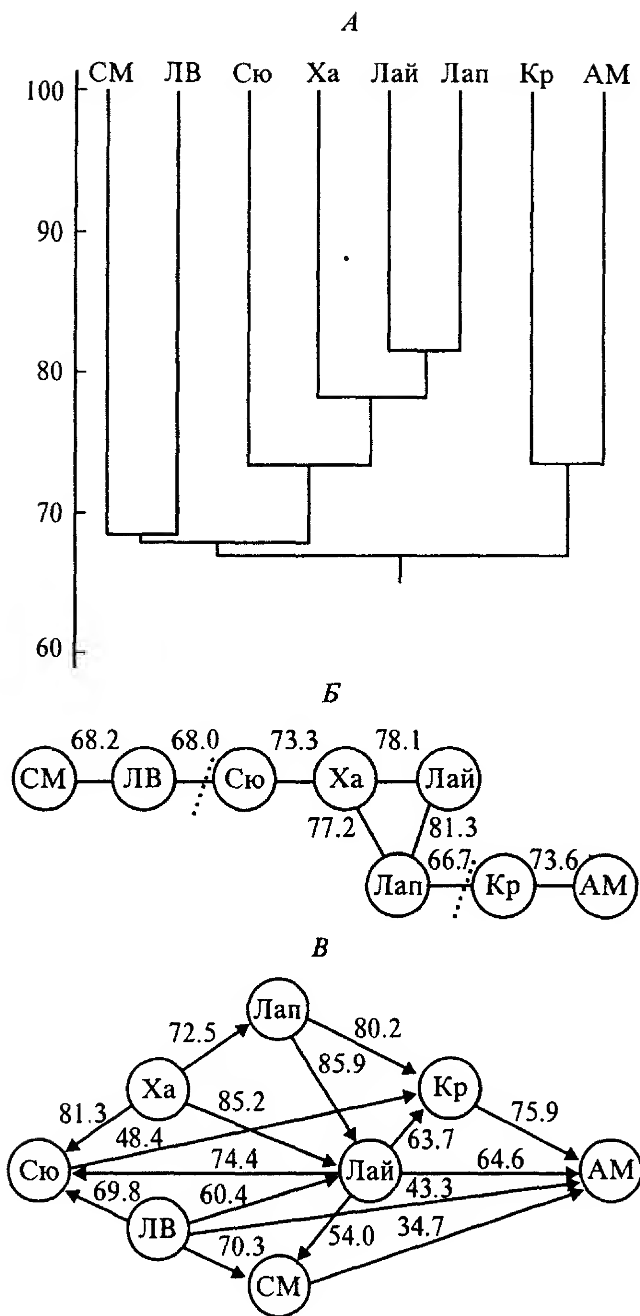


Рис. 2. Сходство локальных флор по видовому составу.

А — дендрограмма сходства, *Б* — оптимальный дендрит (коэффициент Сёренсена-Чекановского), *В* — ориентированный граф включения локальных флор (коэффициент Симпсона). Условные обозначения локальных флор те же, что и в табл. 1.

«Сюнай-Сале», и на 30 видов, 13 родов, 7 семейств превышает ЛФ «Лаптаяха», самую богатую из локальных флор Ямала. По числу таксонов ЛФ «Сюнай-Сале» превышает также и ЛФ «Лайяха» с восточного берега Обской губы (Тазовский п-ов), в которой было найдено 215 видов, относящихся к 100 родам, 43 семействам (Реб-

ТАБЛИЦА 2

Матрица сходства локальных флор

ЛФ	Локальные флоры							
	СМ	ЛВ	Сю	Ха	Лап	Лай	Кр	АМ
СМ	**225**	68.2	62.5	54.7	48.4	52.7	34.3	32.4
ЛВ	70.3	**212**	68.0	62.5	54.4	60.0	40.2	39.3
Сю	62.8	69.8	**223**	73.3	68.9	73.0	46.5	44.2
Ха	61.3	67.9	81.3	**181**	77.2	78.1	57.7	53.0
Лап	52.6	57.3	74.5	79.5	**192**	81.3	66.7	61.2
Лай	54.0	60.4	74.4	85.2	85.9	**215**	61.0	59.0
Кр	35.6	42.9	48.4	67.8	80.2	63.7	**241**	73.6
АМ	34.7	43.4	64.6	63.7	71.4	64.6	75.9	**256**

Примечание. В правом верхнем углу — мера сходства по Сёренсену—Чекановскому, в левом нижнем — мера включения по Симпсону; жирным шрифтом выделено число видов в локальной флоре. Расшифровку названий локальных флор см. в табл. 1.

ристая и др., 1989). Безусловно, такое обогащение связано с ее зональным положением в подзоне северной лесотундры, с обилием бореальных видов, проникающих на север вдоль дельты Оби. Не случайно из 36 впервые найденных видов 1 арктоальпийский (*Loiseleuria procumbens*), 1 гипоарктоальпийский (*Alchemilla murbeckiana*), 4 гипоарктических (*Juniperus sibirica*, *Phleum commutatum*, *Hieracium congruens* и *H. dolabratum*), остальные 30 — бореальные.

Сравнение видового состава локальных флор, расположенных вдоль южной окраины тундровой зоны, показало, что по числу видов ЛФ «Сюнай-Сале» занимает промежуточное положение между богатыми таймырскими локальными флорами «Кресты» и «Ары-Мас» и более бедными — тазовской ЛФ «Лайяха», восточноевропейской «Лек-Воркута» и сходна с ЛФ «Сивая Маска». Видовой состав сравниваемых локальных флор меняется постепенно, сходство соседних локальных флор сохраняется на уровне не ниже 66.7 % (табл. 2; рис. 2), однако ЛФ «Сюнай-Сале» значительно ближе к восточноевропейским локальным флорам (сходство 62.5—68.0 %), чем к таймырским (сходство 44.2—46.5 %). Близость таймырских локальных флор к южным гипоарктическим локальным флорам Ямала (сходство видового состава 61.2—66.7 %) обусловлено одинаковым зональным положением, тогда как с лесотундровыми восточноевропейскими и ямальской локальными флорами их сходство ниже (34.3—46.5 %). Вместе с тем подтверждается достаточно высокая общность всех сравниваемых локальных флор (мера включения видового состава ЛФ «Сюнай-Сале» в сравниваемые локальные флоры выше 62 %, за исключением ЛФ «Кресты» — 48.4 %) (табл. 2; рис. 2, *Б*).

ЛФ «Сюнай-Сале» по числу семейств уступает лишь наиболее южной лесотундровой ЛФ «Сивая Маска». По структуре семейственного спектра ЛФ «Сюнай-Сале» достаточно своеобразна. В отличие от восточноевропейских локальных флор семейство *Poaceae* доминирует в ней с большим отрывом от семейств, занимающих 2 и 3 места (табл. 3), так же как и в локальных флорах Ямала, Тазовского п-ова и Таймыра. Однако, 2—3-е места занимают в ней семейства *Cyperaceae* и *Asteraceae* (по 21 виду), как в восточноевропейских локальных флорах и ЛФ «Лайяха», тогда как в локальных флорах, расположенных севернее и восточнее, эти семейства уступают свое место семействам *Brassicaceae* (ЛФ «Ары-Мас»), *Caryophyllaceae* (ЛФ «Хадыта», ЛФ «Кресты»), *Scrophulariaceae* (ЛФ «Лаптаяха»). 10 ведущих семейств составляют 66.4 % всей ЛФ «Сюнай-Сале», что соответствует доле (%) ведущих семейств в южных гипоарктических флорах европейского Северо-Востока (65—66 %) (Ребристая, 1977).

ТАБЛИЦА 3

Место ведущих семейств в сравниваемых локальных флорах

Семейство	«Сивая Маска»		«Лек-Воркута»		«Сюнай-Сале»		«Хадыта»		«Лаптаяха»		«Лайяха»		«Кресты»		«Ары-Мас»	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Poaceae	26	2	28	1	33	1	23	1	26	1	30	1	32	1	35	1
Cyperaceae	28	1	22	2	21	2—3	19	2	13	3—4	18	3	19	4	21	3
Asteraceae	19	3	21	3	21	2—3	13	4	12	5—8	20	2	20	3	15	6
Salicaceae	13	4	7	10	13	4	11	6	12	5—8	11	6—7	11	8	12	7—8
Ranunculaceae	10	6—7	11	5—6	12	5	12	5	13	3—4	11	6—7	16	5	18	4
Ericaceae	10	6—7	9	7	11	6	8	7—8	6	—	9	10	7	—	9	—
Juncaceae	6	—	8	8—9	10	7—8	8	7—8	9	10	10	8—9	6	—	9	—
Scrophulariaceae	7	8—10	8	8—9	10	7—8	7	9—10	14	2	12	5	14	6	11	9—10
Rosaceae	11	5	11	5—6	9	9	7	9—10	10	9	10	8—9	8	—	11	9—10
Polygonaceae	6	—	6	—	8	10—11	5	—	4	—	5	—	9	10	7	—
Caryophyllaceae	7	8—10	15	4	8	10—11	14	3	12	5—8	14	4	21	2	17	5
Brassicaceae	3	—	6	—	5	—	5	—	12	5—8	6	—	13	7	24	2
Saxifragaceae	2	—	3	—	4	—	4	—	5	—	6	—	10	9	12	7—8
Equisetaceae	7	8—10	5	—	6	—	5	—	5	—	6	—	4	—	2	—

Примечание. А — абсолютное число видов, Б — место семейства в ряду по убыванию числа видов, «—» — семейство не входит в число 10 ведущих. Расположение локальных флор дано с запада на восток.

В сравниваемых локальных флорах только 7 семейств постоянны в числе 10 ведущих, но место семейств, кроме сем. *Poaceae*, изменяется на 2—4 позиции. Спектр ведущих семейств ЛФ «Сюнай-Сале» отличается от большинства локальных флор очень низким положением сем. *Caryophyllaceae*: число видов семейства минимально как среди сравниваемых локальных флор (кроме ЛФ «Сивая Маска» — 7 видов), так и всех остальных локальных флор Ямала. В числе ведущих семейств ЛФ «Сюнай-Сале» отсутствует сем. *Brassicaceae*, зато 6-е место занимает сем. *Ericaceae*, как впрочем и в восточноевропейских локальных флорах, при этом отмечается максимальное число видов эрикоидных среди всех локальных флор Ямала. Семейства *Asteraceae* и *Cyperaceae*, занимая высокое положение (2—3 место) в ЛФ «Сюнай-Сале» и снижая его в других сравниваемых локальных флорах, сохраняют постоянство среди почти всех этих флор по числу видов и наиболее богаты по числу видов среди локальных флор Ямала. Однако по участию в растительном покрове эти семейства ранжируются иначе (см. ниже).

По числу родов ЛФ «Сюнай-Сале» беднее сравниваемых локальных флор из других секторов российской Арктики, что вообще характерно для локальных флор Ямала. Вместе с тем по сравнению с другими локальными флорами Ямала родовой состав ЛФ «Сюнай-Сале» намного богаче: здесь найдены 23 рода, которые севернее нигде более на Ямале не отмечены (исключение — род *Larix*, известный чуть севернее из долины р. Ядаяходаяха). Большинство этих родов представлено 1 видом (*Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Potamogeton natans*, *Phleum commutatum*, *Beckmannia borealis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Ribes glabellum*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Alchemilla murbeckiana*, *Sorbus sibirica*, *Vicia cracca* и *V. sepium*, *Cicuta virosa*, *Conioselinum tataricum*, *Loiseleuria procumbens*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lamium album*, *Rhinanthus minor*, *Lonicera altaica*, *Ptarmica salicifolia*, *Lactuca sibirica*, *Cirsium helenioides*). Но в этой ЛФ не найдены повсеместно распространенные на Ямале роды *Lloydia*, *Minuartia*, *Dryas*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Hedysarum*. Максимальное богатство видами родов *Carex* (15 видов), *Salix* (13), *Poa* (7), *Calamagrostis*, *Equisetum*, *Juncus* (по 6 видов), *Stellaria* (5), *Rumex* (4), *Hieracium* (3) сочетается с резким обеднением видами таких родов, как *Cerastium* (1 вид), *Draba* (1), *Saxifraga* (2) и очень редким распространением (найдены по 1 разу) родов *Arctagrostis* (*A. latifolia*) и *Dupontia* (*D. fisheri*).

В ЛФ «Сюнай-Сале» отсутствуют и некоторые обычные для Ямала арктические и арктоальпийские виды: *Hierochloё pauciflora* R. Br., *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng, *Salix polaris* Wahlenb., *S. reticulata* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Ranunculus pygmaeus* Wahlenb., *Saxifraga foliolosa* R. Br., *S. hieracifolia* Waldst. et Kit., *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Myosotis asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg., *Antennaria villifera* Boriss. и ряд других.

Географическая структура ЛФ «Сюнай-Сале» характерна для лесотундровых флор. Сравнение локальных флор, проведенное на основе состава широтных географических фракций по числу видов, их доле (%) и отличия числа их видов от числа видов соответствующей фракции в ЛФ «Сюнай-Сале» показало, что по широтной географической структуре ЛФ «Сюнай-Сале» сближается с восточноевропейскими локальными флорами (рис. 3, *А*, *Б*, *В*). Как и в последних, бореальная фракция составляет более половины ЛФ, тогда как в ЛФ «Кресты» и ЛФ «Ары-Мас» с ее лесным островом бореальная фракция составляет всего 22 и 15.6 % соответственно. Вместе с тем число видов бореальной фракции в ЛФ «Сюнай-Сале» на 1/3 ниже, чем в ЛФ «Сивая Маска», равно таковой ЛФ «Лек-Воркута» и почти в 2 раза выше, чем в остальных локальных флорах. Резкое уменьшение числа видов бореальной фракции в более северных и восточных локальных флорах отчетливо видно на рис. 3, *В*. При небольших различиях в доле участия гипоарктической фракции (27.4—35.9 %) (кроме ЛФ «Сивая Маска» — 20.9 %) число видов этой фракции еще более стабильно: 65—69 видов в большинстве локальных флор, наиболее богаты ЛФ «Лайяха» (78 видов) и ЛФ «Ары-Мас» (74 вида). Зато доля арктической фракции в ЛФ «Сюнай-Сале», хотя и наибольшая среди лесотундровых локальных флор, самая низкая

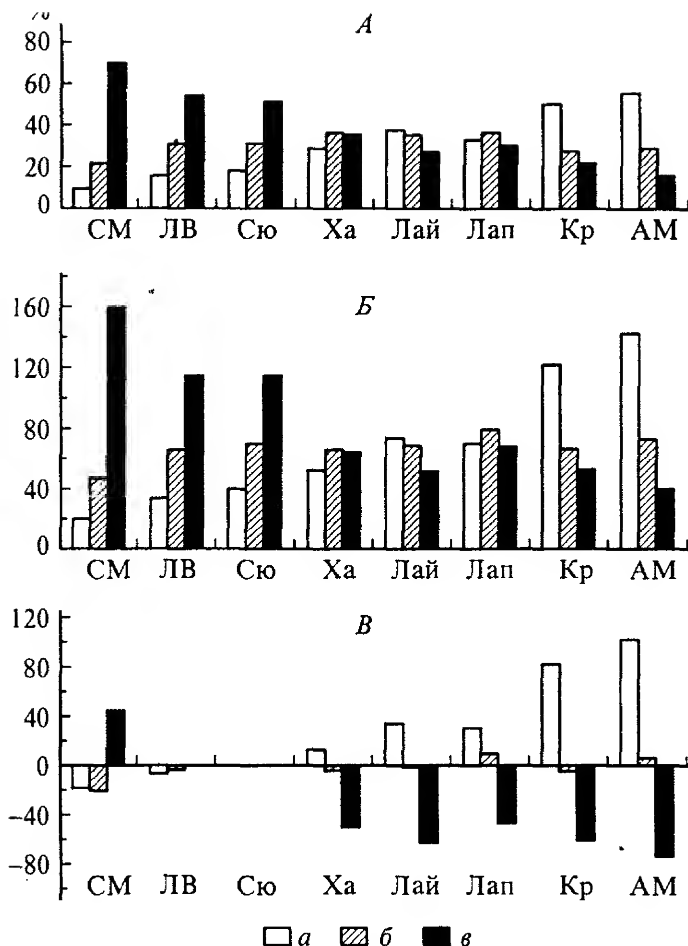


Рис. 3. Участие широтных фракций в сравниваемых локальных флорах.

А — доля широтных фракций, %; *Б* — число видов широтных фракций; *В* — разность между числом видов широтных фракций в сравниваемых локальных флорах и ЛФ «Сюнай-Сале». Фракции: *а* — арктическая, *б* — гипоарктическая, *в* — бореальная. Условные обозначения локальных флор те же, что и в табл. 1.

(17.9 %) среди экотонных и южных гипоарктических локальных флор. Сравнение состава широтных фракций показало, что число видов на долготном градиенте при движении к востоку изменяется за счет увеличения числа видов арктической фракции, происходящего быстрее, чем уменьшение числа видов бореальной фракции.

Увеличение доли бореальной фракции при высоком положении гипоарктической — характерная черта южных флор Ямала. При сравнении ЛФ «Сюнай-Сале» с другими локальными флорами Ямала выявляются некоторые ее особенности, в частности обилие бореальных видов в 1.5—2.0 раза больше, чем в локальных флорах южных гипоарктических тундр, гипоарктическая фракция несколько снижает свои позиции — 30.9 % (в локальных флорах южных гипоарктических тундр гипоарктические и гипоарктоальпийские виды составляют 34.2—37.0 %), число видов арктической фракции в 1.5—2.0 раза меньше, чем в других локальных флорах Ямала. При этом сохраняется свойственное всем локальным флорам Ямала преобладание аркто-альпийских видов в составе арктической фракции (рис. 4).

Среди долготных географических групп в ЛФ «Сюнай-Сале» доминируют циркумполярные виды (47.5 %), хотя процент участия их несколько ниже, чем в локальных флорах южных гипоарктических тундр Ямала, зато роль евразиатских

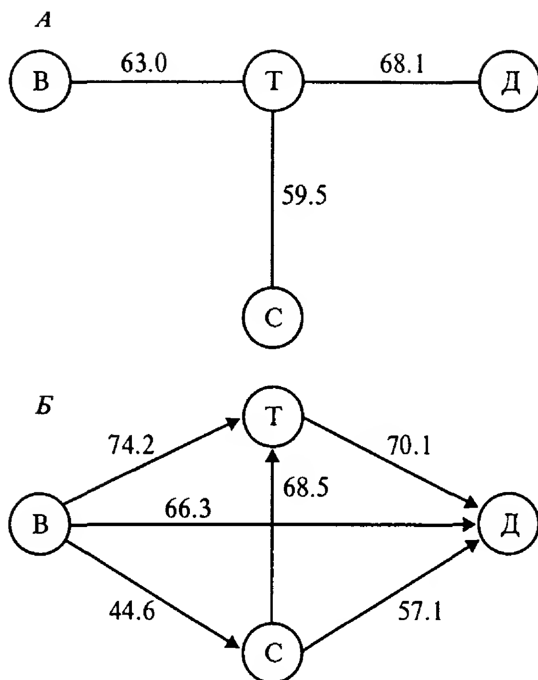


Рис. 4. Оптимальный дендрит (*А*) и ориентированный граф включения (*Б*) объединенных парциальных флор макро- и мезоэкотопов ЛФ «Сюнай-Сале».

В — водоразделы, С — склон коренного берега, Т — долины рек, Д — долина Обской дельты.

видов выше (33.6 %). Своеобразие ЛФ «Сюнай-Сале» заключается в повышении доли видов европейской фракции (19 видов — 8.5 %), незначительно уступающей сибирской (23 вида — 10.3 %), что в 1.5 раза выше, чем в локальных флорах южных гипоарктических тундр Ямала.

Зональные особенности резче проявляются в активном ядре локальных флор. Применив шкалу ценотической активности Б. А. Юрцева (1968) с обратным порядком балльных значений (Юрцев, Петровский, 1994; Ребристая, 1995): мы получили следующие данные для ЛФ «Сюнай-Сале»: особоактивных видов 2 (*Salix glauca*, *Betula nana*), высокоактивных — 9 (*Equisetum arvense*, *Festuca ovina*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix lanata*, *Alnus fruticosa*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*), среднеактивных — 57, низкоактивных — 98, неактивных — 57 видов. Т. е. в ЛФ преобладают ценотически низко- и неактивные виды, составляющие 69.5 % ЛФ. Активное ядро насчитывает 68 видов (30.5 % всей ЛФ). Анализ его таксономического состава показал, что из 45 семейств в активном ядре участвуют виды 27 семейств. Только сем. *Poaceae* сохраняет в нем свои позиции (табл. 4). На 2-е место выдвинулось сем. *Salicaceae* (с 4-го в ЛФ в целом), на 3-е — сем. *Ericaceae* (с 6-го). Семейства *Cyperaceae* и *Asteraceae* снизили свою активность (со 2—3-го до 4—5-го и 9—15-го мест соответственно). В число 10 ведущих семейств активного ядра вошло сем. *Equisetaceae* вместо сем. *Juncaceae*. 10 семейств составили 61.8 % видов активного ядра.

Сравнение географической структуры близлежащих локальных флор и их активных ядер показало, что в ЛФ «Сюнай-Сале» усилена роль бореальной (66.2 %) и резко снижена роль арктической (4.4 %) фракции, в активном ядре ЛФ «Хадыта» незначительно возросла роль бореальной фракции и более существенно — гипоарктической, в локальных флорах «Лаптаяха» и «Лайяха» повышена роль гипоарктической фракции (табл. 5).

ТАБЛИЦА 4

Число видов, роль и место ведущих семейств в локальной флоре «Сюнай-Сале» и группах активности

Семейство	В ЛФ в целом			В группах активности					В активном ядре		
	А	Б	В	V	IV	III	II	I	А	Б	В
Poaceae	33	14.8	1	—	1	7	15	10	8	12.4	1
Cyperaceae	21	9.4	2—3	—	2	3	11	5	5	7.4	4—5
Asteraceae	21	9.4	2—3	—	—	2	13	6	2	2.9	9—15
Salicaceae	13	5.8	4	1	1	5	2	3	7	11.8	2
Ranunculaceae	12	5.4	5	—	—	5	4	3	5	7.4	4—5
Ericaceae	11	5.4	6	—	3	3	3	2	6	8.8	3
Juncaceae	10	4.5	7—8	—	—	1	6	3	1	1.5	16—27
Scrophulariaceae	10	4.5	7—8	—	—	2	3	5	2	2.9	9—15
Rosaceae	9	4.0	9	—	—	3	6	—	3	4.4	8
Polygonaceae	8	3.6	10—11	—	—	2	4	2	2	2.9	9—15
Caryophyllaceae	8	3.6	10—11	—	—	4	3	1	4	5.9	6—7
Betulaceae	4	1.8	—	1	1	—	1	1	2	2.9	9—15
Equisetaceae	6	2.7	—	—	1	3	1	1	4	5.9	6—7
Onagraceae	3	1.3	—	—	—	2	—	1	2	2.9	9—15
Primulaceae	2	0.9	—	—	—	2	—	—	2	2.9	9—15
Rubiaceae	4	1.8	—	—	—	2	2	—	2	2.9	9—15
Всего видов											
в ЛФ в целом	223	100		2	9	57	98	57	68	100	
в 10 ведущих семействах	148	66.4		1	8	37	62	37	46	67.6	

Примечание. А — абсолютное число видов, Б — доля (%) от общего числа видов в ЛФ, В — место семейства в ряду по убыванию числа видов.

Анализ распространения видов по территории ЛФ показал неравномерность их размещения. Повсеместно распространено всего 32 вида (14.3 % всей ЛФ), относящихся к 23 родам, 18 семействам. На водоразделах отмечен 101 вид (45.3 %), из них специфическими являются 13 видов; в речных долинах найдено 137 видов (61.4 %), из них специфических — 12; на склоне коренного берега — 105 видов (47.1 %), из них специфических — 20; в долине Обской дельты — 145 видов (65.0 %), из них специфических — 31 вид. Флористически по числу видов и родов наиболее богатым макроэкотопом является дельта Оби (табл. 6). Несколько беднее речные долины, хотя их объединенная парциальная флора (ОПФ) самая богатая по числу семейств (самая бедная — ОПФ водораздельных сообществ, по площади занимающая 1-е место). По числу специфических видов также выделяется дельта Оби (только здесь впервые для Ямала найдены *Phleum commutatum*, *Beckmannia borealis*, *Juncus brachyspathus*, *Filipendula ulmaria*, *Vicia cracca* и *V. sepium*, *Cicuta virosa*, *Naumurgia thyrsiflora*, *Pedicularis karoi*, *P. ochroleuca*, *Rhinanthus minor* — в основном бореальные виды), затем следует склон коренного берега, водораздельные сообщества и, наконец, речные террасы. Таким образом, 76 видов (34.1 % всей ЛФ) являются специфическими для одного из макро- или мезоэкотопов. Флористически все типы макроэкотопов мало самобытны, уровень сходства колеблется от 68.1 до 43.7 % (рис. 5), что связано с широким распространением некоторых интразональных, в первую очередь болотных парциальных флор. Наибольшее сходство имеют объединенные парциальные флоры долины Оби и малых рек, в ОПФ дельты Оби включаются остальные объединенные парциальные флоры на уровне 57.1 % (склон коренного берега), 66.3

ТАБЛИЦА 5

Участие географических широтных элементов в локальных флорах в целом (А) и в их активном ядре (Б)

Широтный элемент	Локальные флоры							
	«Сюнай-Сале»		«Хадыта»		«Лаптаяха»		«Лайяха»	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Бореальный	97/43.5	35/**51.5**	46/25.4	20/**28.6**	32/16.7	10/11.6	50/23.2	5/11.9
Арктобореальный	17/7.6	10/**14.7**	18/9.9	7/**10.0**	19/9.9	8/9.3	17/7.9	6/**14.3**
Бореальная фракция	114/51.1	45/**66.2**	64/35.4	27/**38.6**	51/26.6	18/20.9	67/31.2	11/26.2
Гипоарктический	34/15.2	7/10.3	31/17.1	11/15.7	28/14.6	14/**16.3**	38/17.7	6/14.3
Гипоарктоальпийский	35/15.7	13/**19.1**	34/18.8	21/**30.0**	40/20.8	23/**26.7**	40/18.6	17/**40.5**
Гипоарктическая фракция	69/30.9	20/29.4	65/35.9	32/**45.7**	68/35.4	37/**43.0**	78/36.3	23/**54.8**
Арктический	12/5.4	1/1.5	12/6.6	1/1.4	22/11.4	6/7.0	33/15.3	2/4.8
Метаарктический	7/3.1	—	9/5.0	4/**5.7**	14/7.3	6/7.0	6/2.8	2/**4.8**
Арктоальпийский	21/9.4	2/2.9	31/6.6	6/**8.6**	37/19.3	19/**22.1**	31/14.4	4/9.5
Арктическая фракция	40/17.9	3/4.4	52/28.7	11/15.7	73/38.0	31/36.0	70/32.5	8/19.0
Всего видов	223/100	68/100	181/100	70/100	192/100	86/100	215/100	42/100

Примечание. Перед косой чертой — абсолютное число видов, после косой черты — их доля от общего числа видов, %. Жирным шрифтом выделены цифры возросшей доли географического элемента.

ТАБЛИЦА 6

Таксономическое разнообразие объединенных парциальных флор макро- и мезоэкотопов ЛФ «Сюнай-Сале»

Число таксонов	ЛВ в целом	Объединенные парциальные флоры							
		водоразделов		склона коренного берега		долин малых рек		дельты Оби	
		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Семейств	45/100	31/68.9	1	34/75.6	2	39/86.7	2	35/77.8	2
Родов	107/100	48/44.8	3	65/60.7	11	74/69.2	5	75/70.1	12
Видов и подвидов	223/100	101/45.3	13	105/47.1	20	137/61.4	12	145/65.0	31

Примечание. А — число таксонов в ОПФ, Б — в специфическом ядре ОПФ; перед косой чертой — число таксонов, после косой черты — их доля от общего числа таксонов в локальной флоре, %.

ТАБЛИЦА 7

Число видов разной ландшафтной активности в объединенных парциальных флорах

Группа активности	Макро- и мезоэкотопы							
	Водоразделы		Долины рек		Склон коренного берега		Дельта Оби	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Особоактивные	2/2	—	2/1.4	—	2/1.9	—	2/1.4	—
Высокоактивные	8/7.9	—	8/5.8	—	8/7.6	—	9/6.2	—
Среднеактивные	36/35.4	—	49/35.8	—	34/32.4	1/1	50/34.5	6/4.1
Активное ядро	46/45.5	—	59/43.1	—	44/41.9	1/1	61/42.1	6/4.1
Низкоактивные	36/35.4	3/3.0	57/41.6	5/3.6	48/45.7	10/9.5	59/40.7	12/8.3
Неактивные	19/18.8	10/9.9	21/15.3	7/5.1	13/12.4	9/8.6	25/17.2	13/9.0
Всего видов	101/100	13/12.9	137/100	12/8.8	105/100	20/19.0	145/100	31/21.4

Примечание. А — число таксонов в ОПФ, Б — число специфических таксонов. Перед косой чертой — абсолютное число видов, после косой черты — доля от общего числа видов в ОПФ, %.

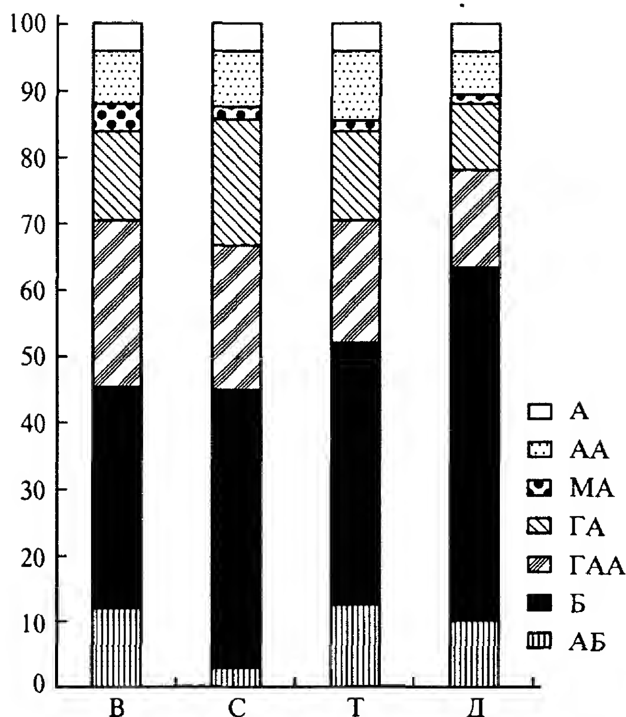


Рис. 5. Участие широтных элементов в объединенных парциальных флорах макро- и мезоэкотопов ЛФ «Сюнай-Сале».

По вертикальной оси — широтные элементы, %: А — арктический, АА — арктоальпийский, МА — метаарктический, ГА — гипоарктический, ГАА — гипоарктоальпийский, Б — бореальный, АБ — арктобореальный; по горизонтальной оси — макро- и мезоэкотопы (обозначения те же, что и на рис. 4).

(водоразделы), 70.1 % (речные долины) (рис. 4). Наименее сходны объединенные парциальные флоры водоразделов и склона коренного берега.

По составу широтных элементов выделяется обилием бореальных и арктобореальных видов ОПФ дельты Оби (63.4 %), в ней же минимальное участие принимают виды гипоарктической (24.8 %) и арктической (11.7 %) фракций. Наибольшее участие арктическая фракция принимает в ОПФ речных долин (16.0 %), почти такое же (15.9 %) — в ОПФ водораздельных сообществ, что в последнем случае сочетается с минимальным участием видов бореальной фракции (44.6 %). Следует отметить, что во всех объединенных парциальных флорах в гипоарктической фракции доминируют гипоарктоальпийские виды, а в арктической — арктоальпийские, т. е. виды с более высокой миграционной способностью.

В каждой ОПФ активные виды составляют 42—45.5 % (табл. 7), тогда как в целом в ЛФ — 30.5 %. Особо- и высокоактивные виды распространены практически по всей территории. Специфические же виды относятся к низко- и неактивным видам (всего 1 среднеактивный вид *Montia fontana* в значительном обилии встречается в ОПФ дельты Оби).

Следует отметить, что в ЛФ «Сюнай-Сале», как указывалось выше, представлены 2 контрастных ландшафта, флора которых может быть отнесена к разным конкретным флорам (КФ) (Толмачев, 1974; Ребристая, 1987; Юрцев, 1998, и др.). В ней сочетаются части 2 конкретных флор — материковой КФ «Сюнай-Сале» и КФ «Дельта Оби». Только недостаточность полевых материалов, касающихся дельты Оби, не позволила охарактеризовать ее флору как самостоятельную КФ. Вместе с тем флора ландшафта материковой части (КФ «Сюнай-Сале») изучена достаточно подробно и насчитывает 192 вида. Уровень сходства видового состава конкретной и

ТАБЛИЦА 8

Сравнение географической структуры локальной и конкретной флор «Сюнай-Сале»

Флора	Число видов	Географические фракции						
		широтные			долготные			
		А	ГА	Б	Ц	ЕАЗ	С	Е
ЛФ «Сюнай-Сале»	223/100	40/17.9	69/30.9	114/51.2	106/47.5	75/33.6	23/10.3	19/8.5
КФ «Сюнай-Сале»	192/100	36/18.8	64/33.3	92/47.9	97/50.2	60/31.2	18/9.4	17/8.8

Примечание. Широтные фракции: А — арктическая, ГА — гипоарктическая, Б — бореальная; долготные: Ц — циркумполярная, ЕАЗ — евразиатская, С — сибирская, Е — европейская. Перед косой чертой — число видов фракции, после косой — их доля от общего числа видов, %.

локальной флор по Сёренсену—Чекановскому равен 92.5 %, причем КФ полностью включена в ЛФ «Сюнай-Сале». Видовое богатство КФ соответствует богатству ямальских флор, а ее географическая структура практически не отличается от географической структуры ЛФ «Сюнай-Сале» (табл. 8).

Таким образом, флора юго-восточной части Ямала представляет собой южный вариант гипоарктических флор, где виды бореальной фракции составляют чуть более половины флоры при относительно высоком для лесотундровых флор участии арктической фракции (17.9 %). Она наиболее близка восточноевропейским лесотундровым флорам, хотя и сохраняет некоторые черты сибирских гипоарктических флор (положение ведущего сем. *Poaceae*, сходство таксономического состава с локальными флорами ямальского сектора). Для нее характерно значительное участие видов европейской долготной фракции, относительно низкий процент гипоарктической фракции (30.9 %), преобладание во флоре низко- и неактивных видов. Проводником видов бореальной фракции явилась дельта Оби, наибольшее число бореальных древесных видов концентрируется в долинах малых рек, а в ОПФ водораздельных урочищ сохраняется преобладание видов арктической и гипоарктической фракций.

Выражаю сердечную благодарность моим коллегам по полевым исследованиям И. В. Чернядьевой и Е. Ю. Кузьминой, а также А. Е. Катенину и Б. А. Юрцеву за критическое прочтение рукописи и ценные замечания.

Полевые работы были выполнены за счёт средств программы ГНТП России «Комплексные исследования океанов и морей Арктики и Антарктики» и ГНТП России «Биоразнообразие». Обработка материалов проведена при финансовой поддержке программы ГНТК России «Комплексные исследования океанов и морей Арктики и Антарктики» и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-49779 и 98-04-49614).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 410—420.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с. (Комаровские чтения; Т. 29).

Андреев В. Н. Кормовая база ямальского оленеводства // Сов. оленеводство. 1934. Вып. 1. С. 99—164.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Вып. 1—10.

Боч М. С., Герасименко Т. В., Толчельников Ю. С. Болота Ямала // Бот. журн. 1971а. Т. 56. № 10. С. 1421—1434.

Боч М. С., Герасименко Т. В., Толчельников Ю. С. О некоторых особенностях растительности и почв тундровой зоны Ямала // Изв. ВГО. 1971б. Т. 103. № 6. С. 531—538.

Варгина Н. Е. Флора урочища Ары-Мас. Гл. V: Флора сосудистых растений // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. С. 65—86.

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. и др. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 248 с.

Катенин А. Е., Петровский В. В., Ребристая О. В. Флора лесотундрового стационара. Сосудистые растения // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970. С. 37—47.

Кац Н. Я. Болота низовьев реки Оби // Академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения. М.; Л., 1939. С. 372—405.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 101—117.

Николаева М. Г. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала // Бот. журн. 1941. Т. 26. № 1. С. 52—86.

Пигнатти В. Гербарий Тобольского губ. музея. III. Список растений, собранных в окрестностях бухты Находка на западном берегу Обской губы // Ежегодник Тобольского губ. музея. 1915. Вып. 24. С. 1—14.

Плотников В. В. Динамика лесных экосистем Субарктики (на примере бассейна реки Хадытыяха). Свердловск, 1984. 128 с.

Природа Ямала / Отв. ред. Л. К. Добринский. Екатеринбург, 1995. 435 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—90.

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 16—36.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Семериков Л. Ф., Матвеева А. В., Семериков В. Л. Лесная растительность // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С. 203—217.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Флора Западной Сибири. Томск, 1927—1964. Т. 1—12.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Сравнение двух конкретных флор в рамках локальной флоры бухты Сомнительной (остров Врангеля) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 106—118.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 II 1999

SUMMARY

The general character and landscape differentiation of the forest-tundra local flora (LF) «Sunai-Sale» (south-eastern Yamal) are considered. This flora is compared with 7 southern local floras in neighbouring regions of Arctic and with other local floras of Yamal. LF «Sunai-Sale» stands out among other Yamal local floras due to its high species diversity: 223 species and subspecies of 107 genera and 45 families. This flora is similar to the East European forest-tundra floras in its taxonomic and geographic structure, but index of similarity is higher, there prevail families characteristic of boreal floras, the boreal geographic fraction dominates whereas participation of the

arctic fraction is small. Participation of families *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae* is reduced as compared with the Siberian floras. Analysis of floras of large landscape units (at the macro- and mesoecotope levels) showed the heterogeneity of LF. The richest in the species of vascular plants is delta of the Ob' River, the poorest are watersheds with tundra vegetation. The last ones contain the maximum number of euritopic species and the highest shares of species of arctic fraction. Analysis of the species activeness showed an absolute predominance of low and nonactive species in the LF and in its united partial floras.

УДК 581.524.32 (571.651.8)

© С. С. Холод

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ РЯДЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ. 2. РЯДЫ В ИВНЯКОВО-МОХОВЫХ ТУНДРАХ

S. S. KHOLOD. PHYTOCOENOTIC SERIES IN VEGETATION COVER OF WRANGEL ISLAND. 2. SERIES IN WILLOW-MOSS TUNDRAS

Пространственная структура 2 фитоценотических рядов на о-ве Врангеля рассматривается под углом зрения взаимоотношения эдификаторной и подчиненной синузий в узловом сообществе и изменений в пространстве экологических режимов энтопиев. Ослабление эдификаторной роли ив (в ряду II — *Salix pulchra*, в ряду III — *S. glauca*) по мере удаления от узлового сообщества приводит к распадению конгрегаций синузий и выходу синузий нижних ярусов из зоны ценотического влияния ив. Этот процесс — эгрессия узлового сообщества — прослеживается в пространстве по наличию градиента усложнения (упрощения) ценотической структуры. Вследствие слабой эдификаторной роли ив на о-ве Врангеля структурные видоизменения в растительном покрове определяются не только биотическим, но и абиотическим фактором; некоторое оптимальное соотношение экологических факторов приводит к формированию узлового сообщества, а нарушение этого соотношения и «уход» значений какого-либо фактора к полюсам экологической оси влечет за собой формирование отчетливо выраженной горизонтальной неоднородности растительного покрова.

Ключевые слова: растительный покров, фитоценотический ряд, узловое сообщество, ивняково-моховые тундры, о-в Врангеля.

В предыдущей статье (Холод, 2000) мы рассмотрели подходы к выделению фитоценотических рядов и на примере конкретного ряда показали вероятный ход структурных изменений в нем при повышении нормы снегонакопления. В данной статье детально проанализируем характер ценотической дифференциации еще в 2 фитоценотических рядах, при этом основное внимание уделим «статике» растительного покрова. Такой подход позволит в третьей, заключительной статье рассмотреть общие тенденции структурно-ценотических изменений в рядах на фоне колебаний климата.

Фитоценотической ряд II; узловое сообщество Salix pulchra — Sphagnum fimbriatum — Aulacomnium palustre + Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium.[1] Этот ряд описан на аккумулятивном шлейфе, непосредственно ниже уступа, где зимой скапливается мощная толща снега. Особенностью экологического режима шлейфа является его относительная переувлажненность в верхней части и постепенное иссушение к нижней части с вычленением при этом ложбин стока. Общая схема расположения разностей растительности ряда отображена на рис. 1.

Особенностью этого ряда в отличие от приведенного в первой статье является расположение узлового сообщества в гипсометрически наиболее высокой части склона-шлейфа (вблизи юмма). Это сообщество (рис. 1, звено *A*) характеризуется сосуществованием 3 синузий: кустарников (Salix pulchra + S. reptans, в данном случае без участия второго элемента), сфагновых мхов (Sphagnum fimbriatum + S. warnstorfii) и рыхлоковровых зеленых мхов (Aulacomnium palustre + Tomentypnum nitens с участием *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*). Сосуществование этих синузий проявляется как тесное взаимодействие в одной моховой дерновине, вытянутой на

[1] Названия сосудистых растений приведены по: Юрцев, Петровский, 1994; мхов — по: Afonina, Czernyadjeva, 1995; лишайников — по: Andreev et al., 1996.

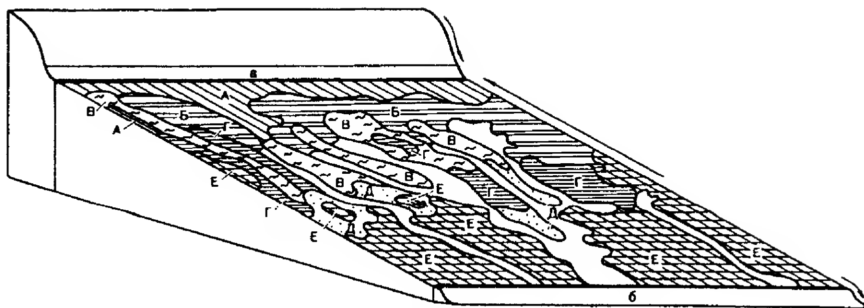


Рис. 1. Фитоценотический ряд на аккумулятивном склоне.

А—Д — звенья-разности растительности мезоморфной параллели (сообщества и разреженные группировки): А — Salix pulchra – Sphagnum fimbriatum + Aulacomnium palustre + Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium (узловое сообщество); Б — Salix pulchra – Aulacomnium palustre + Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium; В — Salix pulchra – Arctagrostis latifolia – Tomentypnum nitens + Aulacomnium palustre + A. turgidum; Г — Salix pulchra + S. reptans – Poa malacantha – Aulacomnium turgidum + Dicranum angustum + D. elongatum; Д — Salix reptans – Luzula confusa – Polytrichastrum alpinum + Aulacomnium turgidum; Е — Dryas punctata + Luzula confusa + Polytrichastrum alpinum. Незаштрихованные контуры внутри ряда — растительность гидроморфной параллели. Разности растительности, примыкающие к фитоценотическому ряду: а — Salix polaris – Carex podocarpa + Polygonum bistorta subsp. ellipticum; б — Dryas punctata – Cetraria islandica + Peltigera leucophlebia. Тонкие линии — границы между разностями растительности фитоценотического ряда, жирные линии — границы фитоценотического ряда, стрелка — градиент усиления заснеженности.

3—4 м, разных видов мхов и цветковых растений (табл. 1, А, а). В такой дерновине вычленяется несколько микрогруппировок, но границы между ними трудно различимы. Некоторое представление о ценотической дифференциации в ивняково-моховой дерновине дает рис. 2. В ряде случаев, особенно в центральной части пространственно обособленных разностей, отмечаются небольшие участки с диффузным взаимопроникновением мхов, в частности мелких дерновинок *Tomentypnum nitens* и *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*. Случаи такого взаимопроникновения характерны для участков вблизи побегов *Salix pulchra*. Если побеги ивы несколько отходят в сторону и образуется относительно самостоятельная дерновина мхов с размерами более 40 см в поперечнике, то здесь эффект диффузного взаимоперемешивания мхов пропадает и начинают преобладать одновидовые моховые разности.

Сфагновые мхи могут образовывать сплошную дерновину протяженностью 2.0—2.5 м и толщиной 18—20 см только под прикрытием густой сети побегов *S. pulchra*. В отсутствие этой ивы толщина сфагновой дерновины уменьшается до 12—15 см, а в некоторых случаях происходят значительные разрывы ее.

Сфагновые мхи (среди других мхов) наиболее чутко реагируют на изменения в составе кустарниковой синузии. В этом проявляются особенности поведения сфагновых мхов на северном пределе их распространения. На северном побережье Чукотки, которое относится к южной полосе арктических тундр, нам также удавалось наблюдать случаи совместного существования синузии кустарников Salix pulchra + S. fuscescens (с ведущей ролью в ней ивы *S. pulchra*) и синузии сфагновых мхов (Sphagnum lenense + S. rubellum) (Холод, 1997). Но в этих случаях эдификаторную роль играют сфагновые мхи, которые образуют крупные самостоятельные отдельности (без ивы), тянущиеся на расстояние 5—10 м и более. *Salix pulchra* на северной Чукотке имеет в сфагновом ковре угнетенный вид и явно предпочитает участки разрывов мохового ковра с незадернованным грунтом. На о-ве Врангеля ситуация меняется, здесь фрагменты сфагновой дерновины можно видеть только под защитой ветвей *S. pulchra*. Потеря сфагновыми мхами на их северном пределе распространения эдификаторной роли проявляется и в том, что сфагнумы практически везде перемешаны с другими зелеными мхами. Эти последние довольно активно вытесняют сфагнумы по периферии моховой подушки, а также образуют мелкие компактные группы внутри сфагнового ковра. Тем не менее сопоставление синузиальной структуры этого звена ряда со структурой звеньев, расположенных гипсометрически ниже в ряду, позволяет считать данное звено наиболее ценотически продвинутым. Именно здесь в наибольшей

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав звеньев фитоценотического ряда II (покрытие, %)

Вид	Звенья ряда								
	А		Б		В		Г	Д	Е
	а	б	а	б	а	б			
Кустарники									
Salix pulchra	50		60	2	30		7		
S. reptans					+		7	15	+
Кустарнички									
Cassiope tetragona	15								
Dryas punctata	3		2		1				5
Salix polaris					4		+		3
S. reticulata	2		3		5				
Злаки									
Alopecurus alpinus subsp. *borealis*		2	2	4	3			2	3
Arctagrostis arundinacea							1		2
A. latifolia	3	5	5	4	10	7			
Calamagrostis holmii							2		
Dupontia fisheri						4			
Festuca brachyphylla							1		
Poa malacantha							7		
Осоковидные									
Carex lugens			1		+		+		1
Eriophorum russeolum						12			
E. scheuchzeri			1	6		6			
Juncus biglumis		+				1	+		+
Luzula confusa							3	7	7
L. nivalis			+		+		+		1
Разнотравье									
Allium schoenoprasum								1	3
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*								+	
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*									2
A. tilesii									+
Caltha arctica		3		4					
Gastrolychnis apetala			+	+		+	+		
Lagotis minor	+		2	+	1				
Lloydia serotina							+	+	
Minuartia macrocarpa								1	2
Nardosmia frigida	+	5	3	6		7	1	1	
Oxyria digyna									+
Papaver sp.									+
Parrya nudicaulis									+
Pedicularis amoena								1	+
P. sudetica subsp. *albolabiata*						4			1
Polemonium acutiflorum						+			
P. boreale								1	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Звенья ряда								
	А		Б		В		Г	Д	Е
	а	б	а	б	а	б			
Polygonum viviparum									+
Potentilla hyparctica									+
Rhodiola rosea								3	+
Rumex arcticus	+	2	+	3	2	1			1
Saxifraga cernua				+	+	2	+		
S. foliolosa			+	+		+			
S. hieracifolia				+			+	+	1
S. hirculus		+	+	1	2	2	1	1	+
Taraxacum sp.									+
Thalictrum alpinum			2						+
Valeriana capitata				+				1	2
Листостебельные мхи									
Aulacomnium palustre	20		30		15				
A. turgidum	3		15		10			10	
Brachythecium sp.								+	+
Bryum pseudotriquetrum					+				+
Calliergon giganteum						2			
C. richardsonii					2				
Campylium stellatum								1	
Ceratodon purpureus									+
Cinclidium arcticum				1	+	3			
Cirriphyllum cirrhosum								+	
Dicranum angustum	1		2					10	
D. elongatum	2		2					50	
Distichium capillaceum	+				+				2
Ditrichum flexicaule					+				
Drepanocladus brevifolius					3				
Eurhynchium pulchellum								+	
Hylocomium splendens var. *obtusifolium*	10		10		10		1		
Isopterigiopsis pulchella									+
Kiaeria glacialis								+	
Limprichtia revolvens		25		40		40			
Meesia triquetra		10		1		25			
Mnium thomsonii									+
Myurella julacea								+	+
Oncophorus wahlenbergii				+					
Orthothecium chryseon					+			+	
Philonotis tomentella									+
Plagiomnium ellipticum					1				+
Pohlia cruda								+	+
P. drummondii								+	+
P. schimperi	+		+						
Polytrichastrum alpinum	2		1				1	20	30
Polytrichum hyperboreum									+
P. strictum	1				2				
Saelania glaucescens								+	
Sanionia uncinata							3	1	2

Вид	Звенья ряда								
	А		Б		В		Г	Д	Е
	а	б	а	б	а	б			
Sphagnum balticum	5								
S. contortum				5					
S. fimbriatum	30		5						
S. warnstorfii	5								
Timmia austriaca								+	+
Tomentypnum nitens	15		25		30			5	
Warnstorfia sarmentosa		+		15		20			
Печеночные мхи									
Ptilidium ciliare					5				
Лишайники									
Cetraria islandica								1	
Cladonia gracilis			+		1			5	
Dactylina arctica									1
Flavocetraria cucullata					+				1
Lobaria linita							+		+
Ochrolechia sp.									2
Peltigera aphthosa									2
P. didactyla									+
P. rufescens									+
Stereocaulon sp.									2
Thamnolia vermicularis var. *subuliformis*			+		+		+	1	2
Водоросли									
Nostoc commune		10		10					

Примечание к табл. 1 и 2. а, б — элементы звена; «+» — присутствие вида с покрытием менее 1 %.

степени проявляется эффект организующего влияния растения-эдификатора (диффузное перемешивание нескольких видов мхов под ветвями *S. pulchra*).

Но уже в этом звене можно отметить и некоторые черты ослабления эдификаторной роли ивы, которые проявляются в том, что ивняково-моховые конгрегации синузий представлены отдельными фрагментами протяженностью от 70—100 до 250 см. Промежутки между такими фрагментами представлены совершенно другой растительностью: здесь, во влажных ложбинках с хрящевато-мелкоплитчатым материалом обычен покров из *Limprichtia revolvens*, густые скопления водоросли *Nostoc commune* и одиночные особи *Caltha arctica* и *Rumex arcticus* (табл. 1, А, б). Ценотически эта группировка никак не связана с ивняково-моховыми фрагментами, поэтому здесь имеет место тип сложения покрова, близкий нанокомплексам (Александрова, 1983) или прекомплексам (Холод, 1989).

Переход к следующему звену ряда (Б) характеризуется усилением тех черт распада сложного сообщества, которые уже наметились в первом звене. Значительно перераспределяются площади, занимаемые ивняково-моховыми конгрегациями и водорослево-моховыми группировками, формирующимися в ложбинках. Теперь их соотношение становится равным 35—65 % соответственно (элементы «а» и «б»). При господстве среди цветковых в элементе «а» *Salix pulchra*, в моховом покрове резко

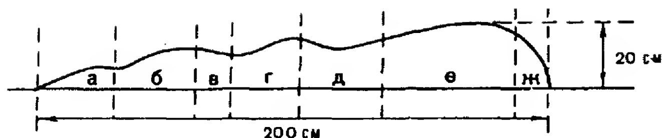


Рис. 2. Ценотическая дифференциация в кустарниково-травяно-моховой дерновине.

Микрогруппировки: а — Salix pulchra + Cassiope tetragona – Arctagrostis latifolia – Tomentypnum nitens; б — Salix pulchra – Sphagnum fimbriatum; в — Salix polaris – Aulacomnium palustre – Sphagnum fimbriatum; г — Salix pulchra + Cassiope tetragona – Aulacomnium palustre – Sphagnum fimbriatum; д — Salix pulchra – Sphagnum fimbriatum + Aulacomnium palustre – Nardosmia frigida; е — Salix pulchra – Dicranum angustum + D. elongatum + Polytrichum strictum; ж — Salix pulchra + + Dryas punctata + Cassiope tetragona – Aulacomnium palustre.

сокращается доля сфагновых мхов — до 5 %, увеличивается доля зеленых рыхлоковровых мхов (табл. 1, Б, а) и намечается пространственная дифференциация в распределении зеленых мхов: так, под сгущениями побегов *S. pulchra* преобладают виды *Aulacomnium palustre* и *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, а на более открытых участках — мелкие дерновинки *Dicranum angustum* и *D. elongatum*. Толщина моховой дерновины не превышает 15 см, что в целом меньше толщины мохового слоя первого звена. Резкое сокращение доли сфагновых мхов во втором звене ряда при сохранении позиций ивы *Salix pulchra* показывает, что последняя не обладает достаточной эдификаторной силой, чтобы создавать среду, необходимую для существования сфагновых мхов. Уменьшение степени увлажнения поверхности грунта под моховыми подушками и уход основной массы стока в ложбинки между дерновинами само по себе является достаточной причиной для выпадения сфагнумов независимо от той среды, которая создается для них пологом *S. pulchra*. В то же время можно считать, что во втором звене ряда резкое уменьшение роли сфагнумов в покрове отчасти объясняется вытеснением их зелеными рыхлоковровыми мхами, лучше приспособленными к мезоморфным условиям.

Ниже по шлейфу происходит дальнейшая дифференциация растительного покрова (звено В), что выражается в формировании в ложбинах стока устойчивого набора видов гигрофитного характера (табл. 1, В, б), а в межложбинных участках («а») — в появлении мезофитной группы мхов. В элементе «а» среди цветковых продолжает господствовать *S. pulchra* (покрытие 30 %), сфагновые мхи полностью выпадают, а под побегами ивы формируется довольно маломощная (6—8 см) дерновина зеленых мхов (*Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Ptilidium ciliare*) (табл. 1, В, а). Протяженность таких участков совместного существования ивы со мхами сокращается до 50—60 см, при этом зеленые мхи очень часто выходят из сферы влияния *Salix pulchra* и «переходят» под побеги *S. polaris*, в рыхлую шпалеру *Dryas punctata* и произрастают совместно со злаками и разнотравьем (*Arctagrostis latifolia*, *Rumex arcticus*, *Saxifraga hirculus*) (табл. 1, В, а).

Ниже, на уровне звена Г, уже отчетливо обозначается процесс распадения ивняково-моховых конгрегаций синузий. Видовой состав мхов здесь несколько меняется, и в синузии рыхлоковровых мхов господствует вид *Aulacomnium turgidum*, который часто выходит за пределы проекций крон ивы и гораздо чаще вместе с видами *Dicranum angustum* и *D. elongatum* встречается под защитой довольно густого покрова *Poa malacantha*, *Calamagrostis holmii*, *Luzula confusa* (табл. 1, Г). Именно в этом звене *Salix pulchra* теряет значение эдификатора сообщества и одновременно уходит с позиций доминанта. Здесь уравниваются позиции двух видов ив — *S. pulchra* и *S. reptans*, при этом они не контролируют состав и обилие других видов, большинство из которых произрастают самостоятельными дернинками и ковриками. Более того, ослабление эдификаторной силы *S. pulchra* проявляется и в намечающейся структуризации растительного покрова в данной разности. Так, ряд цветковых растений формирует группировки с господством *Poa malacantha* и *Calamagrostis holmii*, а *Salix reptans* с рядом других видов образует плотные шпалерки, окаймляющие небольшие

пятна. На уровне этого звена видно, что ива *S. reptans* становится более активной, но уже не играет такой эдификаторной роли, как *S. pulchra* в гипсометрически вышерасположенных звеньях. Кроме того, в этом звене ряда происходит распадение кустарниковой синузии на составные элементы, каждый из которых занимает достаточно обособленную пространственную нишу.

Следующим «шагом» по пути упрощения фитоценотической структуры, прослеживаемым в направлении падения склона-шлейфа, является полное выпадение *S. pulchra* из покрова и некоторое увеличение роли *S. reptans* (до 15—20 %, звено Д, табл. 1, Д). *S. reptans* на сухих, плоских бугорках формирует микрогруппировку вместе с мхами *Aulacomnium turgidum*, *Tomentypnum nitens*. В то же время эти мхи встречаются вместе и с плотными зарослями *Luzula confusa*, не проявляя тем самым особой предпочтительности пологу *Salix reptans* (в данном случае — побегам, прижатым к поверхности грунта и только в краевой части приподымающимся на 3—4 см). Общее проективное покрытие мхов уменьшается: так, если в предыдущем звене оно составляло 80—85 %, то в данном звене — уже 55—60 %. При этом моховый покров состоит из достаточно хорошо обособленных одновидовых групп (размером 15—20 см в поперечнике). В составе мохового яруса преобладают плотные мелкие дерновинки *Polytrichastrum alpinum*, растущие, как правило, вне полога цветковых.

Завершает данный ряд звено (Е), в котором роль *Salix reptans* сведена к минимуму. Рыхлоковровые мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Tomentypnum nitens*) полностью исчезают, и их место занимает *Polytrichastrum alpinum*. Окончательное распадение в условиях сухого суглинистого субстрата относительно консолидированной дерновины синузии зеленых рыхлоковровых мхов и почти полное выпадение ивы *Salix reptans* предоставляют возможность для формирования на данном энтопии разнотравно-мохового сообщества с высоким разнообразием видов разнотравья (табл. 1, Е).[2]

Прослеженные выше пространственные изменения в фитоценотическом ряду в конечном счете определяются сменой экологических режимов на протяжении ряда и в каждом его звене корректируются эдификаторными возможностями наиболее крупного растения — ивы *S. pulchra* (с заменой ее в нижних звеньях ряда на вид этой же синузии *S. reptans*). Изменения в степени заснеженности и увлажненности энтопия, а также параллельно этому происходящее изменение субстрата непосредственно оказывают влияние на обилие (покрытие) эдификатора, а через последнее — на общий характер подчиненных синузий и процесс структуризации растительного покрова. Можно констатировать, что связь эдификаторной синузии кустарников с подчиненной синузией мхов в данном ряду все-таки довольно сильная. Это явствует из того, что ослабление этой связи по мере смены топографических позиций в ряду влечет за собой перестройку всей горизонтальной структуры покрова с обособлением новых разностей, имеющих между собой достаточно отчетливые границы.

Фитоценотический ряд III: узловое сообщество — Salix glauca[3] — Salix polaris — Ditrichum flexicaule + Polytrichastrum alpinum. Этот ряд описан на аккумулятивном склоне (шлейфе), ограниченном в верхней части плоской вершиной водораздельного увала, в нижней — уступом, отделяющим аккумулятивный склон от поймeнной террасы. Особенностью этого ряда является расположение узлового сообщества в его средней части. Именно здесь достигается некоторое оптимальное соотношение факторов заснеженности и увлажненности. В видовой и ценотической специфике звеньев этого ряда существенную роль играет то, что они формируются в относительно защищенной от ветров долине внутренней части острова (верховья р. Тундровой), сложенной с поверхности рыхлыми мелкоземистыми наносами. Это способствует образованию здесь довольно крупного анклава (самого крупного в

---

[2] В целях упрощения изложения мы опустили рассмотрение пространственного изменения растительности в ложбинах стока (гидроморфная параллель на рис. 1), происходящего одновременно с изменениями растительности межложбинных участков (мезоморфная параллель на рис. 1).

[3] В данной работе мы понимаем этот вид как *S. glauca* s. str., отличая его от островного подвида *S. glauca* subsp. *callicarpaea*.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав звеньев фитоценотического ряда III (покрытие, %)

Вид	Звенья ряда				
	А	Б	В	Г	Д
Кустарники					
Salix glauca	15	35	40	15	2
S. pulchra			2		
S. reptans			12		
Кустарнички					
Dryas punctata	15	10	1	65	75
Salix polaris		5	20	+	
Злаки					
Alopecurus alpinus subsp. *borealis*		3	7	3	+
Arctagrostis arundinacea			1		
Deschampsia borealis	2				
Festuca brachyphylla		+	+	+	+
Осоковидные					
Luzula confusa	1	+			1
L. nivalis	1	+			
Разнотравье					
Allium schoenoprasum			1		
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*	+				
A. ochotensis	+				
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*	1		+		
A. furcata	1				
A. tilesii	3				2
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*				1	
A. umbellatus			2	1	1
Chrysosplenium wrightii	+				
Claytonia arctica	+				
Equisetum arvense subsp. *boreale*			2		
Eutrema edwardsii		+			
Lagotis minor		1	5		
Lloydia serotina	1		+		
Minuartia macrocarpa		+			
Myosotis asiatica		+	+		+
Oxyria digyna	+	+	+	1	2
Oxytropis wrangelii	+			+	+
Papaver sp.					+
Parrya nudicaulis	1	+			
Pedicularis langsdorffii	+		+	+	+
Polygonum viviparum	+	2	3		
Potentilla hyparctica	+				
Rhodiola rosea	+	+	+		

Вид	Звенья ряда				
	А	Б	В	Г	Д
Rumex arcticus			2		
Saussurea tilesii	3				
Saxifraga cernua		+	+		
S. firma	2	+		1	1
S. hieracifolia	+	+	+	+	+
S. hirculus	+	+	1	+	
S. nelsoniana					3
Thalictrum alpinum	2	1	+		
Valeriana capitata	1	1	3	3	1
Листостебельные мхи					
Bartramia ithyphylla	+				
Brachythecium coruscum	1			1	
B. sp.	+		+		
Bryoerythrophyllum recurvirostre	1				+
Bryum pseudotriquetrum			5	2	
B. sp.	+			+	
Campylium polygamum		+			
C. stellatum			+		
Cirriphyllum cirrhosum	+	1			
Dichodontium pellucidum		+			
Dicranella sp.			2		
Distichium capillaceum	3	5	5	+	+
Ditrichum flexicaule		5	15	2	1
Encalypta alpina					+
Eurhynchium pulchellum	+	+			
Hypnum revolutum	+			+	1
Isopterygiopsis pulchella				+	
Limprichtia revolvens		+			
Mnium thomsonii	+		+	+	+
Myurella julacea	+	+	+	+	
M. tenerrima		+			
Orthothecium chryseon		2		1	
Philonotis tomentella		+	+	+	
Plagiomnium ellipticum			+	+	
Pohlia cruda	1	2	5	1	
P. drummondii			5	1	
Polytrichastrum alpinum		7	10	3	3
Pseudoleskea chilensis	+				
Saelania glaucescens			+	+	
Sanionia uncinata	5	3	5	5	1
Timmia austriaca	+		+		+
Tomentypnum nitens		3			
Tortella fragilis					+
Печеночные мхи					
Blepharostoma trichophyllum		1	1		1

Вид	Звенья ряда				
	А	Б	В	Г	Д
			Лишайники		
Alectoria ochroleuca	+				
Cetrariella delisei					2
Cetraria islandica	1				
Cladonia pocillum			+		+
Dactylina arctica	+				+
Flavocetraria cucullata	3	+			2
Hypogymnia subobscura	+				
Nephroma expallidum					2
Ochrolechia androgyna			+		
O. frigida	5				
O. sp.	3				
Peltigera leucophlebia			+	+	
Psoroma hypnorum					+
Stereocaulon sp.		1			2
Thamnolia vermicularis	2	3			1

пределах всего острова) кустарниковых ив, в котором господствующее положение занимает *Salix glauca*. Заросли *S. glauca* распространены (часто — сплошными полосами) на обширных участках территории от пойменных террас до привершинных частей увалистых водоразделов. Густота, высота ивняка, состав и строение других ярусов значительно меняются по мере смены топографических позиций, занимаемых ивой на склонах-шлейфах внутригорной долины.

Узловое сообщество этого ряда (табл. 2, В; рис. 3, В), приуроченное к участку выполаживания шлейфа (и перехода его в шлейфо-террасу), характеризуется ясно выраженной 3-ярусной структурой. Верхний ярус образован зарослью ивы *S. glauca* (средняя высота 35—40 см), второй — разнотравьем, третий — мхами с плотно прижатыми к ним побегами ив *S. reptans* и *S. polaris*. Высокий ивняк способствует удержанию на этом местоположении пласта снежного покрова мощностью 40—45 см. Снежный покров на участках без ивы воздействует на состав и строение нижних ярусов в целом так же, как и на участках под кронами ивы. Это создает условия для формирования относительно сходного по составу и строению мохового покрова как на участках сгущения зарослей, так и на участках их разреживания (прогалины внутри зарослей в поперечнике до 3.0 м). Достаточно развитая ярусная структура препятствует формированию горизонтальной структурной упорядоченности растительного

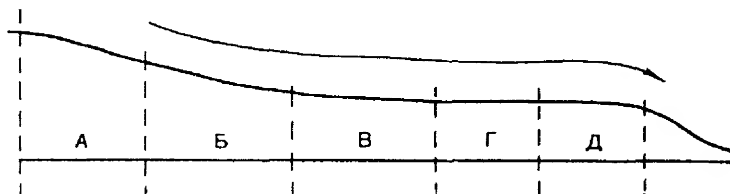


Рис. 3. Схема взаиморасположения звеньев фитоценотического ряда III.

А—Д — звенья-разности растительности: А — Salix glauca – Dryas punctata – Ochrolechia frigida – Flavocetraria cucullata; Б — Salix glauca – Dryas punctata + Salix polaris – Polytrichastrum alpinum + Ditrichum flexicaule; В — Salix glauca – S. reptans + S. polaris – Alopecurus alpinus subsp. borealis – Lagotis minor – Ditrichum flexicaule + Polytrichastrum alpinum + Sanionia uncinata; Г — Salix glauca – Dryas punctata – Sanionia uncinata + Polytrichastrum alpinum; Д — Salix glauca – Dryas punctata – Polytrichastrum alpinum – Nephroma expallidum + Cetrariella delisei. Стрелка — градиент усиления заснеженности.

покрова в напочвенном ярусе (лишайниково-моховом). Эдификаторная роль ив помимо задержания снега проявляется и в некотором изменении условий затененности и освещенности на участках сгущения и разреживания покрова, что влечет за собой некоторое перераспределение в пространстве групп растений 2-го яруса, а также ив с простратным расположением побегов, приуроченных к 1-му ярусу. Так, вблизи крупных скоплений кустов *Salix glauca* сокращается покрытие *S. polaris*, и вблизи узлов кущения кустарника 1-й ярус представлен только моховым ковром, в котором диффузно перемешаны мелкие дерновинки и отдельные стебельки *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Pohlia cruda*, *P. drummondii* (табл. 2, В). Под кронами ив несколько чаще встречаются виды разнотравья — *Polygonum viviparum*, *Saxifraga hirculus*. Эдификаторная сила кустарника *Salix glauca* ослабевает на тех участках, где группы кустов отстоят друг от друга на расстоянии свыше 3—4 м. Здесь сразу же увеличивается роль других ив — *S. reptans* и *S. polaris*, побеги которых плотно вдавлены в моховый ковер. На этих же участках на небольших бугорках растет *Dryas punctata*, часто с *Astragalus umbellatus*, а иногда вместе с дриадой можно встретить иву *Salix pulchra*. Близкая описанной ситуация дифференциации растительного покрова, но в ивняках из *S. lanata* subsp. *richardsonii* на о-ве Врангеля рассматривается (Секретарева, 1994) как проявление комплексности, связанной с низкой эдификаторной ролью этой ивы. В данном случае можно говорить о довольно тесной связи между участками, находящимися в проекции крон ивы, и участками между кронами. Эта связь проявляется как относительно сходный состав мохового яруса в обоих элементах и, кроме того, как повсеместное распространение молодых низких побегов *S. glauca* на участках между крупными группами кустов. Б. Н. Норин (1995) рассматривает подобного рода образования как интегральную ценотическую систему, в которой при отсутствии единого эдификатора (эдификаторной синузии) роль связующего звена играет одна из подчиненных синузий. В данном случае в качестве такого связующего звена выступает синузия плотноподушечных мхов Ditrichum flexicaule + Distichium capillaceum, существование которой на прогалинах между куртинами кустарников определяется снегозадерживающим эффектом этих куртин.

По мере смены топографических позиций в ряду от узлового сообщества к верхней части шлейфа происходит уменьшение высоты зарослей вида-эдификатора *Salix glauca* до 10—15 см, что вызывает некоторое перераспределение снежного покрова и, в частности, уменьшение мощности снега в крупных «прорехах» между кустами. Единое ценогенное поле, которое в звене В проявлялось в формировании сходного по составу и строению мохового яруса во всем контуре зарослей ивы *S. glauca*, здесь распадается. В зоне воздействия кустарника остаются только небольшие фрагменты плотной моховой корочки синузии Ditrichum flexicaule + Distichium capillaceum, а в крупных прогалинах между кустами поселяются шпалеры *Dryas punctata*, которые вытесняют отсюда мхи синузии плотноподушечных мхов. Кроме того, довольно большая часть молодых побегов ивы не формирует специфической среды типа вышеописанной (в плотных зарослях взрослых особей), а просто налегает на бугорки с *D. punctata*. Возникает горизонтальная неоднородность растительного покрова, представленная несколькими элементами. Преобладают 2 элемента: собственно заросли кустарников с моховым ковром синузии Ditrichum flexicaule + Distichium capillaceum, несколько выходящей за пределы проекций крон ивы, и дриадовые бугорки с молодыми особями *Salix glauca*. Кроме того, встречается еще один элемент горизонтальной неоднородности — моховые ковры с рыхлой шпалерой *S. polaris*. Характерно, что состав этих моховых ковров остается тем же самым, что и под побегами *S. glauca*. Из этого мы делаем вывод, что связь синузии кустарника *S. glauca* с синузией плотноподушечных мхов здесь крайне ослаблена. Помимо того что состав синузии плотноподушечных мхов не меняется при переходе из-под полога одной ивы под полог другой, эта синузия получает возможность самостоятельного существования на довольно больших участках вне описываемого ряда (в частности, нами наблюдались случаи самостоятельного существования мохового ковра с *Ditrichum flexicaule*

на южной приморской равнине острова). Таким образом, характерной особенностью этого звена ряда является наметившаяся структуризация покрова (3 микрогруппировки), вызванная ослаблением эдификаторной роли ивы *Salix glauca*.

В следующем, гипсометрически наиболее высоком звене ряда (табл. 2, А), располагающемся на скате с водораздельного увала, процесс структуризации растительного покрова усиливается. В зоне воздействия кустов ивы находится не более 15 % всей площади звена: для ивы характерно ячеисто-гнездовое расселение по сухим западинкам диаметром 1.5—2.0 м. Участки депрессий, находящиеся вне зоны воздействия кроны ивы, и все участки между депрессиями заняты фрагментами растительного покрова, ценотически не зависимыми от ивы и соответственно не связанными с синузией Salix glauca отношениями приспособления. Так же как и в случае звена А ряда II, можно рассматривать растительный покров данного звена как прекомплекс. В самой депрессии структуризация покрова выражена наиболее отчетливо: побеги ивы стелются обычно по средним уровням депрессии, а шпалеры дриады образуют валик по ее бортику. Все участки между ячеями-депрессиями заняты группировками, в которых преобладают накипные напочвенные лишайники (*Ochrolechia frigida*, *O.* sp.). Характерно, что и в небольших фрагментах растительного покрова, находящихся в зоне воздействия ивы *Salix glauca*, происходит смена синузии плотноподушечных мхов на синузию лишайников Cetraria islandica + Flavocetraria cucullata. Эта смена синузий вполне закономерна, если принять во внимание усиление степени щебнистости субстрата в этом звене по сравнению с предыдущим при норме заснеженности в депрессиях примерно равной той, которая наблюдается и в предыдущем звене. Замена моховой синузии на лишайниковую происходит под полуполегающими побегами кустарника *Salix glauca*, что указывает на сохранение им эдификаторной роли только в узкой зоне воздействия листьев и полустелющихся стеблей (благодаря возможности накопления здесь небольшой толщи снега).

Таким образом, изменение позиций в топографическом ряду при движении вверх по склону от узлового сообщества позволяет проследить процесс структуризации растительного покрова, довольно быстрый распад узлового сообщества на ценоэлементы с последующей их заменой. Рассмотрим, как происходит трансформация узлового сообщества при переходе в ряду на гипсометрически нижерасположенные позиции.

Здесь, в выположенной (3—4) части шлейфа (звено Г), при возрастании заснеженности резко усиливается роль *Dryas punctata* (до 65 %). Ива *Salix glauca*, так же как и в случае звена Б, ведет себя двойственным образом: она полностью осваивает небольшие депрессии, образованные разрывами в бугорковом дриадовом ковре, а с другой стороны, налегает на дриадовую шпалеру. В первом случае в ложбинках формируется плотная моховая подушка, близкая по составу моховому ярусу узлового сообщества (табл. 2, В). Здесь ива выступает в качестве эдификатора, который формирует соответствующую ценосреду. Во втором случае ива не формирует ценосреду, а является наложенным, внешним элементом для дриадовой дернины. Такой вывод можно сделать на основании того, что состав мхов и лишайников, сопутствующих дриаде (*Sanionia uncinata*, *Polytrichastrum alpinum*, *Ditrichum flexicaule*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Peltigera leucophlebia* и др.), сохраняется постоянным независимо от того, налегают ли побеги ивы на дриадовую шпалеру или нет (хотя значения покрытия ряда видов мхов в присутствии дриады уменьшаются). Ива контролирует в этом звене около 15 % площади, освоенной растительностью. Растительный покров всего этого звена (так же как и ивняка звена В) мы рассматриваем как интегральную ценотическую систему.

В последнем звене ряда (Д) ива присутствует только как элемент внешний, т. е. не оказывающий ценотического воздействия на растительный покров, для которого характерен эффект монодоминирования (Матвеева, 1998). Видом, занимающим в этом звене 75—80 % площади, является *Dryas punctata*. Эффект монодоминирования препятствует в данном случае структуризации покрова, т. е. формированию сколько-нибудь отчетливо выраженных ценотических элементов (обособленных в пространстве от других элементов).

Рассмотренный ряд III характеризуется более слабой зависимостью моховой синузии от синузии кустарников по сравнению с рядом II. Ослабление зависимости проявляется в том, что изменения в моховой синузии по мере смены топографических позиций ряда являются не столько следствием изменений в характере синузии кустарников, сколько непосредственной реакцией на изменение условий среды. Это в целом характерно для сообществ кустарниковых ив о-ва Врангеля. Близкую точку зрения на соотношение мхов и кустарников на о-ве Врангеля высказывал Б. Н. Городков (1958). Судя по ряду замечаний в этой работе (при эпизодичности наблюдений за кустарниковыми сообществами), Городков склоняется к мысли о ценотической несвязанности ярусов кустарников и мхов в сообществах с отчетливо выраженным кустарниковым ярусом *Salix glauca*. Он обращает внимание на то, что этот ярус не предохраняет моховый покров от разрушения паводковыми водами, т. е. констатирует, таким образом, что определяющим фактором развития мхов даже в кустарниковых зарослях является абиотическая среда.

Интересно с этим сопоставить ценозообразующую роль другого кустарника — *Alnaster fruticosus*, формирующего заросли на плакорах подзоны южной тундры (Матвеева, Заноха, 1986). По мнению этих авторов, ольховник, как сильный эдификатор, воздействует на нижние ярусы, но видоизменяет при этом преимущественно их структуру, а не видовой состав. Однако все зависит от стадии внедрения ольховника в уже сложившееся тундровое сообщество: густые заросли *A. fruticosus* способствуют образованию мертвопокровных ольшаников. Заросли *Salix glauca* на о-ве Врангеля в своем развитии не доходят до стадии формирования мертвопокровных ивняков. Скорее всего сукцессия здесь останавливается на стадии небольших изменений структуры мохового яруса и некоторого перераспределения видов (изменение покрытия вплоть до их выпадения) 2-го яруса. Эдификаторная сила кустарников здесь не настолько велика, чтобы полностью видоизменить состав и структуру нижних ярусов. Последние формируются под непосредственным влиянием таких факторов, как снежный покров, паводковые воды и др.

Можно констатировать, что изменение экологических режимов при смене позиций в ряду III воздействует более непосредственно на состав и строение нижних ярусов, чем в случае ряда II, где это воздействие опосредуется сильной ценозообразующей ролью *S. pulchra*. Варьирование мощности снежного покрова в ряду III в некоторых случаях непосредственно определяет особенности горизонтальной структуры и характер доминирования в нижних ярусах. При этом существует определенный оптимум мощности снежного покрова этого ряда, который способствует формированию ценотически наиболее продвинутого сообщества — узлового. Превышение мощности снежного покрова относительно такого оптимума приводит к распаду 3-ярусного сообщества ряда и почти безраздельному господству в растительном покрове одного вида — *Dryas punctata* (звено Д ряда III). Анализ вышеописанных 2 рядов показывает, что только некоторое оптимальное значение мощности снежного покрова в сочетании с определенными условиями увлажнения способствует формированию сообщества, являющегося ценотически наиболее продвинутым. Косвенным показателем такого свойства продвинутости является отсутствие ясно выраженной горизонтальной структурированности растительного покрова, т. е. достаточно хорошо обособленных в травяно-моховом (или лишайниково-моховом) ярусе ценоэлементов. Эта особенность растительного покрова является результатом, с одной стороны, достаточно сильного ценотического влияния эдификатора-кустарника на состав и структуру остальных групп растений, а с другой — некоторого оптимального соотношения ведущих экологических факторов ряда — заснеженности и увлажненности. При нарушении этого соотношения, «уходе» значений фактора к полюсам экологической оси в растительном покрове сразу же происходит обособление ценотических элементов в виде микрогруппировок и самостоятельно существующих синузий, т. е. усиливается структурированность растительного покрова. В условиях невысокой эдификаторной роли растений в арктических тундрах, проявляющейся в сокращении площади ценотического воздействия эдификатора, роль абиотической среды в фор-

мировании и «корректировке» конкретных проявлений горизонтальной неоднородности растительного покрова несколько усиливается, хотя при этом определяющим фактором в создании такой неоднородности продолжает оставаться ценотический. В фитоценотических рядах оказываются тесно взаимосвязанными значения экологических режимов, эдификаторные возможности наиболее крупных растений и проявления структурной организации растительного покрова, выражающиеся в формировании систем территориально отграниченных друг от друга ценоэлементов.

Автор выражает глубокую благодарность В. В. Петровскому, просмотревшему сборы сосудистых растений, О. М. Афониной и М. П. Журбенко, определившим образцы мхов и лишайников, Р. Н. Беляковой и А. Ф. Лукницкой, определившим образцы водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 143 с.

Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 5—58.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на Западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 5—67.

Норин Б. Н. Принципы организации фитоценотических систем // Структура горных фитоценотических систем Субарктики. СПб., 1995. С. 113—126.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58—64.

Холод С. С. Крупномасштабное картирование растительности как метод детального изучения структуры растительного покрова // Геоботаническое картографирование 1989. Л., 1989. С. 61—71.

Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 48—62.

Холод С. С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 1. Подходы к исследованию // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 45—55.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: checklist and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 II 1998

SUMMARY

The spatial pattern of the two phytocoenotic series in Wrangel island is considered as a result of interaction between the subordinate synusia in the principal community, and variation of ecological parameters in space. The decrease of edificatorian role of willows (*Salix pulchra* — in series II, *S. glauca* — in series III) when one moves off the principal community, results in the desintegration of combinations of synusia and in leaving of lower layers of the zone of coenotical influence of willows. This process, the egression of principal community, has been traced in space as a gradient of complication (or simplification) of coenotic structure. Because of lower edificatorian role of willows in Wrangel island, the structural pattern of vegetation cover is determined by both biotic and abiotic factors, and in particular, by correlation of main ecological factors. Some optimal correlation of these factors results in the formation of a principal community, but the disturbance of this correlation and drawing of any factor towards its extreme value lead to the formation of distinct horizontal heterogeneity of vegetation cover.

УДК 581.132 : 581.526.53(517.3)

© Н. Н. Слемнев

РЕАКЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА НА ТЕМПЕРАТУРУ СРЕДЫ У РАСТЕНИЙ АРИДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ГОБИ (МОНГОЛИЯ)

N. N. SLEMNEV. THE RESPONSE OF PHOTOSYNTHESIS OF THE TEMPERATURE IN PLANTS OF ARID ECOSYSTEMS OF GOBI DESERT (MONGOLIA)

Радиометрическим методом исследовали зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от температуры у 31 вида растений в разных экосистемах Гоби на широтно-высотном профиле (780—1900 м над ур. м.). Введены новые нормированные интегральные показатели, отражающие реакцию фотосинтеза на суб-, супероптимальные температуры и их суммарный диапазон. Варьирование этих показателей у разных видов в экосистеме обусловлено комплексом параметров косной среды, а также особенностями биологии, морфологии и исторического развития самих растений. Установлено, что эволюционная адаптация растений Гоби к фактору теплообеспеченности шла в направлении увеличения холодостойкости фотосинтеза. В экстраконтинентальных криоаридных условиях это привело к повышению общей термостойкости видов-доминантов зональных экосистем. При этом наибольшие индексы термостойкости присущи в основном видам центральноазиатского генезиса.

Ключевые слова: фотосинтез, генезис, температура среды, аридные экосистемы, Монголия.

Известно, что наряду с влагой тепло является одним из главных факторов зонального и поясного распределения растительности. В Монголии, расположенной в центре внетропической Азии, гидротермический режим характеризуется резкими чертами континентальности (под влиянием мощнейшего на Земле зимнего антициклона) с большими амплитудами суточных и годовых температур (Береснева, 1988). В пустынной (гобийской) зоне страны в отдельных экосистемах эти амплитуды самые широкие (Гунин и др., 1980).

При экологическом изучении температурной зависимости усвоения CO_2 растениями разных биомов нередко возникал вопрос: отражают ли изменения фотосинтеза после кратковременного воздействия той или иной температуры истинную норму реакции процесса на данный фактор, если подобная температура за вегетационный период в природной обстановке не встречается (Герасименко, 1973; Вознесенский, 1977). Например, это касается высоких температур (более 30 °С) для заполярных тундр и низких (менее 5 °С) для экосистем умеренных и малых широт. В экосистемах с экстраконтинентальным климатом растения в ходе вегетации функционируют в диапазоне температур от околонулевых до 50 °С в приземном слое воздуха. В подобных условиях упомянутый выше вопрос теряет остроту, но не теряет своей значимости, поскольку до сих пор остается открытым. Следует подчеркнуть, что все аспекты исследования зависимости фотосинтеза растений от температуры исключительно важны. В экологической ботанике нет альтернативы фотосинтетическим признакам и критериям в широкомасштабном решении проблемы адаптации растений к факторам теплообеспеченности местообитаний. Поэтому область использования количественных данных, отражающих реакцию фотосинтеза на температуру среды, очень обширна. Эти данные необходимы, во-первых, для интерпретации изменений фотосинтеза в онтогенезе и для его моделирования; во-вторых, для выявления факторов, лимитирующих продукционный процесс, и для установления оптимальных режимов жизнедеятельности растений. В ботанике подобные сведения могут найти применение в сферах флорогенетики, ботанической географии и фитоценологии.

Основная задача настоящей работы состояла в изучении влияния температуры на потенциальную интенсивность фотосинтеза у большого числа видов растений пустынной зоны Монголии, обитающих на широком градиенте термического режима местообитаний. При постановке такого рода исследований предусматривался поиск закономерностей реакции фотосинтеза на температуру у одного и того же и разных видов в связи не только с тепловым режимом экотопов, но и с биолого-морфологическими свойствами видов, их феноритмотипом, положением в фитоценозе, типом ареала и генезисом. В конечном итоге эти закономерности позволяют установить, какому тепловому режиму соответствует зона термотолерантности фотосинтеза того или иного вида — режиму конкретного экотопа, в котором он исследован, или всем режимам местообитаний в пределах ареала его распространения.

Материал и методика

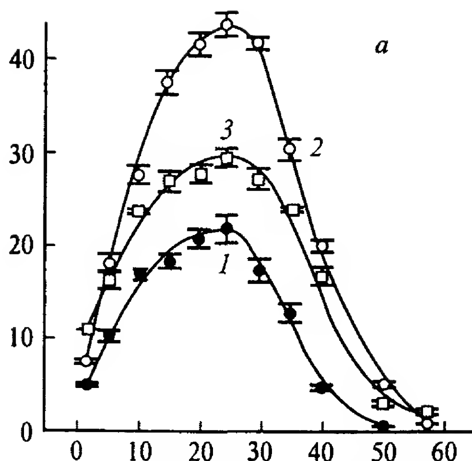
Исследования проводили на стационарных участках в субзональных экосистемах (пустынные степи, остепненные, настоящие и крайнеаридные пустыни) пустынной зоны Монголии, а также в интразональном пустынном оазисе (см. таблицу). Последовательная серия экосистем в Заалтайской Гоби и в Гобийском Алтае, занимающих разные абсолютные высоты (от 780 до 1900 м над ур. м.), представляет экологический профиль пустынного стационара Российско-Монгольской биологической экспедиции на меридиональной полосе около 99° 15′ в. д. общей протяженностью свыше 200 км. Относительно этого профиля экосистемы Северной Гоби расположены на 4° восточнее в траверзе остепненной пустыни Заалтайской Гоби.

Регулярных микроклиматических наблюдений на стационарных участках не проводили. Косвенное представление о температурном режиме в разных экосистемах можно получить по общей гидротермической ситуации в районе смежных метеостанций. Соотношение влаги и тепла характеризует радиационный индекс сухости. Согласно расчетам, его величина составляет около 7.8 в пустынной степи Гобийского Алтая, 9.4, 13.0 и 20.0 соответственно в остепненной, настоящей и крайнеаридной пустынях Заалтайской Гоби (Береснева, Рачковская, 1978).

Объектами исследования были растения-доминанты и содоминанты (31 вид) ключевых фитоценозов перечисленных выше экосистем (см. таблицу). 5 транзитных видов изучали в 2—3 разных экосистемах. Растения широко различаются между собой по параметрам биоморфологии, временного и пространственного распространения, по классификационным категориям.

Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от температуры изучали радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965). Опыты проводили при естественной освещенности в ясные безоблачные дни на месте произрастания растений. При этом интенсивность света в листовой камере, погруженной в емкость с водой, составляла не менее 80 тыс. лк. Интервалы температур выдерживали в пределах 5° в диапазоне от 2—5 до 40°, 10° — от 40 до 60 °С. Экспозиция при заданной температуре была 8—10 мин, из них 3—5 мин в токе атмосферного воздуха и 5 мин в токе меченого CO_2 при концентрации 0.3—1.0 %. После экспозиции последующие операции выполняли по методике, разработанной О. Д. Быковым и В. А. Кошкиным (1973). Все измерения проводили в 2-кратной повторности. Для элиминирования биологического разброса среднюю пробу листьев отбирали с нескольких особей популяции вида. Воспроизводимость 2 опытов находилась в пределах 5—15 %.

В пустынной степи Гобийского Алтая в 1987 и 1988 гг. проводили полив и азотную подкормку естественной растительности на трансектах размером 2.5 × 20 м. Норма полива в вариантах и по годам варьировала от 100 до 160 мм. Влагу вносили дождеванием (1987 г.) и наплывом (1988 г.) в 4—5 приемов за опытный период (июнь—июль). В варианте с азотом в оба года с первым поливом аммонийную селитру растворяли в воде из расчета 40 кг/га действующего вещества. Условия и нормы



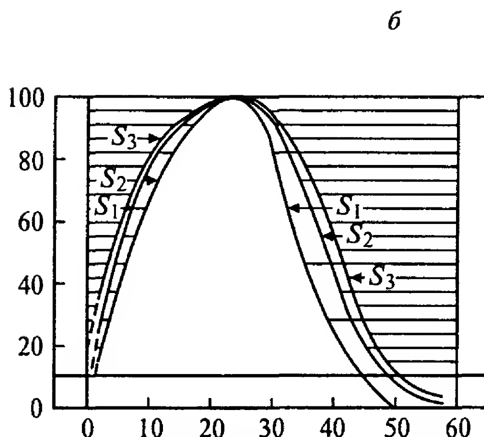


Рис. 1. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) от температуры у *Ajania fruticulosa* в пустынной степи Гобийского Алтая (13 VIII 1988).

1 — контроль, *2* — полив, *3* — полив с азотом. Влажность листьев, %: *1* — 62, *2* — 73, *3* — 72. На *а*: каждая точка — средняя из двух повторностей, величины которых показаны горизонтальными штрихами; на *б*: S_1, S_2, S_3 — площади для расчета холодостойкости и теплоустойчивости фотосинтеза (пояснения см. в тексте). По осям абсцисс — температура, °С. По осям ординат: *а* — ПИФ, мг CO_2/$г_{сух.массы}$ · ч; *б* — ПИФ, % от максимальной величины на каждой кривой.

поливов в пустынной степи Северной Гоби (1976 г.) и в остепненной пустыне Заалтайской Гоби (1980, 1982 и 1983 гг.) опубликованы ранее (Слемнев, 1978, 1988; Слемнев и др., 1983).

Нормированные интегральные показатели температурной кривой фотосинтеза

Температурную кривую фотосинтеза на оси абсцисс характеризуют 3 кардинальные точки: нижний температурный порог ($Т_{мин}$), температурный оптимум ($Т_{опт}$) и верхний температурный порог ($Т_{макс}$). За критерии холодостойкости ($ХС_ф$) и теплоустойчивости ($ТУ_ф$) фотосинтеза обычно принимают величины $Т_{мин}$ и $Т_{макс}$ или температуры в суб- и супероптимальных диапазонах, при которых интенсивность фотосинтеза составляет половину от его уровня при $Т_{опт}$ (Александров, 1975). Между тем, если построить иерархические ряды $ХС_ф$ (или $ТУ_ф$) для группы растений по данным показателям (включая и $Т_{опт}$), то оказывается, что место, занимаемое одним и тем же видом в рядах, не остается постоянным. Ситуация объясняется тем, что при оценке, например, $ТУ_ф$ у большого числа видов у одного из них в сравнении с другими может быть равная $Т_{опт}$, но разная $Т_{макс}$, и наоборот; бóльшая $Т_{опт}$, но меньшая $Т_{макс}$, и наоборот; при равных $Т_{опт}$ и $Т_{макс}$ может быть разной конфигурация правой части температурной кривой и т. д. Это обстоятельство усложняет получение объективной информации о $ХС_ф$ и $ТУ_ф$ видов при их сравнительном анализе. Больше того, во многих случаях для установления значений $Т_{мин}$ и $Т_{макс}$ применяется экстраполяция, в сущности, как правило, субъективная.[1]

Вместо упомянутых выше показателей мы предлагаем концептуально новые по определению и математическому выражению параметры холодо- и теплоустойчивости фотосинтеза. Они определяются как реализация фотосинтетической способности вида по градиенту суб- и супероптимальных температур. В таком понимании параметры $ХС_ф$ и $ТУ_ф$ интегрируют $Т_{опт}$, $Т_{мин}$, $Т_{макс}$ и конфигурацию левой и правой частей температурной кривой фотосинтеза. Вычисляются они делением единицы на величи-

[1] При изучении потенциального фотосинтеза в зависимости от температуры очень часто бывает значительным усвоение CO_2 в области околонулевых положительных температур. В области максимальных температур кривая не пересекает оси абсцисс, а экспонирует по мере приближения к ней. Поэтому очень трудно определить, из какой точки на левой и правой частях кривой и в какую точку на оси абсцисс следует проводить асимптоту.

ну площади, ограниченной с одной стороны левой (для $ХС_ф$) или правой (для $ТУ_ф$) частью температурных кривых, приведенных к одному масштабу для вида (или видов), и с другой стороны — линиями, перпендикулярными оси абсцисс в точках, лежащих за пределами самых больших величин $Т_{мин}$ и $Т_{макс}$. (В настоящей работе за эти точки приняты 0 и 60 °С). По оси ординат площади ограничиваются на уровне 10 % от максимальной интенсивности фотосинтеза каждой кривой (рис. 1). При суммировании обратных величин обеих площадей получается численное значение еще одного очень важного показателя, который мною назван **индексом термостойкости фотосинтеза** ($ИТС_ф$). Нетрудно заметить, что он отражает реакцию процесса на всю амплитуду физиологически активных температур. Новый показатель приобретает существенное значение в экологической ботанике, так как до сих пор классификация растений по отношению к тепловому фактору на микро-, мезо- и мегатермные виды проводилась на строго неизмеримой качественной основе.

Результаты и обсуждение

Ранее при анализе материалов по температурной зависимости фотосинтеза растений Монголии более детально обсуждены закономерности варьирования $Т_{опт}$ у разных видов в исследованных экосистемах (Слемнев, 1996). Реакцию усвоения CO_2 на супероптимальные температуры рассматривали в обобщенном виде, а на субоптимальные температуры не затрагивали вообще. Между тем роль последних в жизнедеятельности растений в экстраконтинентальных условиях исключительно велика. По данным микроклиматических наблюдений, в пустынной степи Северной Гоби за 45 дней в июне—августе 1971 г. число часов в светлое время суток с температурой на высоте 20 см, оптимальной для фотосинтеза обитающих здесь видов (25 ± 2.5 °С), составляет 40 %, ниже и выше $Т_{опт}$ — 27 и 33 % соответственно. На самом деле доля субоптимальных температур за активный период вегетации должна быть больше, так как в расчетах не учтены температуры более холодных весенне-раннелетнего и позднелетнего периодов.

В таблице представлены самые большие для каждого вида значения $ХС_ф$ и $ТУ_ф$ из серии температурных кривых. Исключение составляют оазисные виды, у которых динамика температурной зависимости фотосинтеза не изучалась. Однако в вегетационной динамике величины обоих параметров сдвигаются при существенных колебаниях термического режима: при увеличении температуры $ХС_ф$ уменьшается, а $ТУ_ф$ растет, и наоборот. Причем разной амплитуды сдвиги свойственны практически всем видам независимо от того, наблюдается ли у них шифт $Т_{опт}$. Это является результатом акклиматизации фотосинтетического аппарата растений к той или иной температуре среды с определенными изменениями направленности и скорости метаболических и катаболических процессов (Александров, 1975; Bauer et al., 1975; Berry, Björkman, 1980).

Температурные кривые фотосинтеза трансформируются не только от прямого действия температуры, но и от опосредованного влияния уровней водного и азотного питания в почве. В качестве примера такого влияния на рис. 1 показана зависимость фотосинтеза от температуры у склерофитной пижмы кустарничковой (аяния) *Ajania fruticulosa* из пустынной степи Гобийского Алтая в 3 вариантах: контроль, полив (П) и полив с азотом (ПN). При устранении дефицита влаги в почве $ХС_ф$ аянии в варианте П (2.93 отн. ед.) на 18 % снижается в сравнении с контролем (3.55), а в варианте ПN с внесением азота на 17 % увеличивается до 4.17 отн. ед. Следует отметить, что абсолютные величины $ХС_ф$ аянии в вариантах коррелируют с содержанием общего азота в листьях, которое равно 2.79 % в контроле, а в вариантах П и ПN — 2.60 и 3.66 % соответственно. Теплоустойчивость фотосинтеза растет в обоих опытных вариантах: П — 2.07, ПN — 2.27, что на 11 и 22 % больше, чем в контроле (1.86 отн. ед.). Эти отличия достоверны, так как фотосинтез растений всех вариантов при каждой температуре измеряли в листовой камере одновременно. У других

изученных в опытах видов склерофитных полукустарничков — полыни дернистой *Artemisia caespitosa* и остролодочника колючего *Oxytropis aciphylla* — дифференциация по $XC_ф$ в вариантах такая же и находится примерно в тех же пределах, что и у аянии, а $ТУ_ф$ несколько меньше (остролодочник) и одинакова (полынь) в варианте ПN в сравнении с вариантом П.

Повышение $ТУ_ф$ с уменьшением дефицита влаги в почве характерно не только для видов с ассимиляционным аппаратом склероморфного типа. Оно наблюдается также и у растений суккулентного типа — лука многокорешкового *Allium polyrrhizum* и ежовника коротколистного (баглур) *Anabasis brevifolia* в остепненной пустыне Заалтайской Гоби. Что касается $XC_ф$, то у лука ее величины в поливном и контрольном вариантах не различаются, а у баглура $XC_ф$ в опытном варианте снижается незначительно (Слемнев, 1988, 1996). Индифферентность реакции лука на субоптимальные температуры при повышении влажности почвы объясняется тем, что данный вид вегетирует только после выпадения обильных осадков. В засушливые периоды он находится в состоянии покоя. Поэтому можно предполагать, что в эконишах обитания особей *Allium polyrrhizum* за счет интенсивного испарения поливной влаги из верхних горизонтов почвы амплитуда ее увлажненности в вариантах была не слишком велика.

Переходя к анализу материала таблицы, следует отметить, что причины межвидовой дифференциации по показателям $XC_ф$ и $ТУ_ф$ на экосистемном уровне не столь очевидны, как в опытных вариантах. Если рассматривать этот аспект по высотному градиенту, то наиболее простыми для интерпретации являются данные о 2 видах крайнеаридной пустыни Заалтайской Гоби (см. таблицу; рис. 2). Ильиниевая пустыня расположена на высоте 780 м над ур. м. в самой глубокой части Заалтайского прогиба — в котловине Толи-Булак (Тимофеев, 1980). Здесь в жаркие периоды поверхность темной щебнисто-галечной гаммады нагревается до 60—70 °С, температура в приземном слое воздуха достигает 45—47 °С, а на высоте 0.5 м — 41—43 °С (Гунин и др., 1980). Исходя из такого температурного градиента, становится ясным, почему травянистый многолетник парнолистник Потанина *Zygophyllum potaninii* с распростертыми на земле[2] побегами и крупными парными суккулентными листьями имеет бóльшую величину $ТУ_ф$, чем ильиния Регеля *Iljinia regelii*. Последняя относится к настоящим полукустарничкам с максимальной высотой до 25—30 см. У обоих видов самые низкие среди аборигенов Гоби и равные значения $XC_ф$, так как в ночные часы температура воздуха остается довольно высокой (не ниже 15 °С в июле—августе), но вертикальный градиент ее заметно сужается.

Следующая по высотному профилю экосистема (1100 м над ур. м.) относится к Северной Гоби (рис. 2). Исследованная в этом регионе настоящая пустыня также занимает депрессионную форму рельефа с высокими максимальными значениями температуры поверхности почвы и воздуха. По $ТУ_ф$ растения распались на 2 обособленные группы. Варьирование признака можно увязать с несколькими факторами, оказывающими прямое или опосредованное влияние на тепловой режим эконищ и на температуру самих растений. Наибольшие величины $ТУ_ф$ присущи приземистым полукустарничкам солянке воробьиной *Salsola passerina* и реомюрии джунгарской *Reaumuria songarica*, получающим наибольшее количество тепла, отраженного от поверхности почвы (см. таблицу). К этой группе примыкает древнеаридный панггобийский кустарник (Грубов, 1963) парнолистник желтодревесинный *Zygophyllum xanthoxylon*, несущий крупные мясистые листья с большой поглощающей тепло поверхностью. В группу с более низкой $ТУ_ф$ входят кустарниковый афилльный саксаул зайсанский *Haloxylon ammodendron* с турано-гобийским типом ареала и довольно высокий (до 50 см) полукустарничек брахантемум гобийский *Brachanthe-*

[2] В особо знойные дни *Zygophyllum potaninii* избегает денатурирующего перегрева путем настических движений. Его побеги распростерты на земле только ночью и утром. Далее, по мере повышения температуры поверхности почвы побеги постепенно приподнимаются и к полудню располагаются под углом 25—30°. В самое жаркое время дня (от 15 до 18 ч) растения складывают уже утратившие тургор листья, нагретые почти до 50 °С.

Показатели реакции потенциальной интенсивности фотосинтеза растений Гоби на температуру

Экосистема	Широта местности, °с.ш.	Высота над ур. м., м	Вид	Жизненная форма	$T_{опт}$, °C	$ХС_ф$, отн. ед.	$ИТУ_ф$, отн. ед.	$ИТС_ф$, отн. ед.
			Гобийский Алтай					
Пустынная степь	44°53′	1900	*Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.	пкч	25	3.55	1.86	5.41
			Oxytropis aciphylla Ledeb.	пкч	30	2.72	2.28	5.00
			Salsola tragus L. (*Salsola pestifera* Nels.)	тм	25	2.57	2.07	4.64
			Artemisia caespitosa Ledeb.	пкч	25	2.50	2.04	4.54
			Reaumuria songarica (Pall.) Maxim.	пкч	25	2.60	1.88	4.48
			Заалтайская Гоби					
Остепненная пустыня	44°15′	1750	*Allium polyrrhizum* Turz. ex Regel	тп	15—25	3.92	1.74	5.66
			Anabasis brevifolia C. A. Mey.	пкч	20—30	3.18	2.44	5.62
			Stipa glareosa P. Smirn.	тп	20	3.22	1.72	4.94
			Allium mongolicum Regel	тп	25	2.67	2.00	4.67
Настоящая пустыня	43°47′	1320	*Nitraria sphaerocarpa* Maxim.	к	25—30	2.77	2.40	5.17
			Reaumuria songarica	пкч	25	2.97	2.00	4.97
			Haloxylon ammodendron (C. A. Mey.) Bunge	к	15—30	2.54	2.22	4.76
			Zygophyllum xanthoxylon (Bunge) Maxim.	к	25—35	2.16	2.40	4.56
			Sympegma regelii Bunge	пкч	25—30	2.51	1.87	4.38
			Ephedra przewalskii Stapf	к	25—30	2.10	2.19	4.29
Крайнеаридная пустыня	43°05′	780	*Zygophyllum potaninii* Maxim.	тп	35—40	1.39	3.11	4.50
			Iljinia regelii (Bunge) Korov.	пкч	30—35	1.31	2.60	3.91
			Северная Гоби					
Пустынная степь	44°04′	1300	*Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (*Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey.)	пкч	20—30	3.14	1.96	5.10
			Stipa gobica Roshev.	тп	20—25	3.20	1.89	5.09
			Cleistogenes songorica (Roshev.) Ohwi	тп	25	2.36	2.11	4.47
			Artemisia frigida Willd.	пкч	20—25	2.37	2.01	4.38
			Allium polyrrhizum	тп	25	2.58	1.66	4.24
			A. mongolicum	тп	25	2.06	2.01	4.07
Оазис	44°04′	1280	*Melilotus suaveolens* Ledeb.	тм	25	2.88	1.70	4.58
			Populus laurifolia Ledeb.	д	20	3.13	1.42	4.56
			Elymus dasystachys Trin.	тп	20	2.88	1.56	4.44
			Achnatherum splendens (Trin.) Nevski	тп	25	2.61	1.72	4.33

Экосистема	Широта местности, °с.ш.	Высота над ур. м., м	Вид	Жизненная форма	$T_{опт}$, °C	$ХС_ф$, отн. ед.	$ТУ_ф$, отн. ед.	$ТС_ф$, отн. ед.
Оазис	44°04′	1280	*Calex stenophylloides* V. Krecz.	тп	35	1.68	2.38	4.06
			Chenopodium acuminatum Willd.	тм	35	1.28	2.68	3.96
			Ulmus pumila L.	д	25	2.32	1.62	3.94
			Avena sativa L.	тм	25	1.93	1.48	3.41
Настоящая пустыня	44°11′	1100	*Salsola passerina* Bunge	пкч	25—35	2.25	2.65	4.90
			Brachanthemum gobicum Krasch.	пкч	20—35	2.50	2.16	4.66
			Zygophyllum xanthoxylon	к	30—35	2.08	2.50	4.58
			Reaumuria songarica	пкч	25—35	1.84	2.59	4.43
			Haloxylon ammodendron	к	20—35	2.18	2.15	4.33
			Nitraria sibirica Pall.	к	25—30	2.27	2.03	4.30

Примечание. Жизненная форма: тп — трава поликарпическая, тм — трава монокарпическая, пкч — полукустарничек, к — кустарник, д — дерево.

mum gobicum, алашаньский эндемик (Лавренко, 1978) с мелкими перисторассеченными листьями серо-зеленого цвета. У саксаула и брахантемума благодаря относительно крупным размерам особей и морфологическим адаптационным свойствам (афиллия, мелколистность) от отраженной и прямой солнечной радиации фотосинтетический аппарат нагревается меньше, чем у предыдущих видов. Наиболее интересна в этой группе селитрянка сибирская *Nitraria sibirica* с наименьшей $ТУ_ф$. По жизненной форме — это стелющийся кустарник. Однако ее крупные сизо-зеленые листья покрыты глянцевитым восковым налетом, отражающим прямой солнечный свет. Кроме того, селитрянка поселяется в самых низких элементах рельефа (с близким залеганием грунтовых вод) на формируемых ею песчаных буграх и таким образом избегает жарких поверхностей. Песок, как известно, характеризуется высоким альбедо и низкими показателями теплопроводности и теплоемкости. По типу ареала *N. sibirica* относится к сибирско-восточнотурано-центральноазиатской группе и заходит не только в степную зону, но и в лесную (Лавренко, 1962).

Распределение видов по $ХС_ф$ явно сопряжено с произрастанием их на определенных литологических поверхностях с разной интенсивностью ночных радиационных инверсий и температурой воздуха. Занимающая нижнее положение в ряду $ХС_ф$ реомюрия (1.84 отн. ед.) в данной экосистеме поселяется на раскаляющихся днем щебнисто-галечных плакорах с малой теплоотдачей в ночное время (см. таблицу). Виды с большой $ХС_ф$ (брахантемум, селитрянка, солянка) приурочены к интенсивно излучающим тепло в ночное время опесчаненным и соответственно более холодным местообитаниям. Следовательно, в основе дифференциации видов по $ХС_ф$ лежит адаптация их ассимилирующих органов к разным ночным температурам. В дополнение к этому у *Brachanthemum gobicum* наибольшая величина $ХС_ф$ (2.50 отн. ед.), вероятно, детерминируется еще и особенностями его биологии. По феноритмотипу он относится к летне-зимнезеленым видам, по срокам прохождения фаз генеративного цикла — к позднелетне-раннеосенней группе (Пустынные..., 1981).

Подзона настоящих пустынь в Заалтайской Гоби представлена 2 смежными экосистемами, расположенными на одной высоте — 1320 м над ур. м. (рис. 2). В первой из них на мел-палеогеновом плато, окаймляющем с юга аридно-денудационную котловину и покрытом сплошным песчаным чехлом, доминируют только

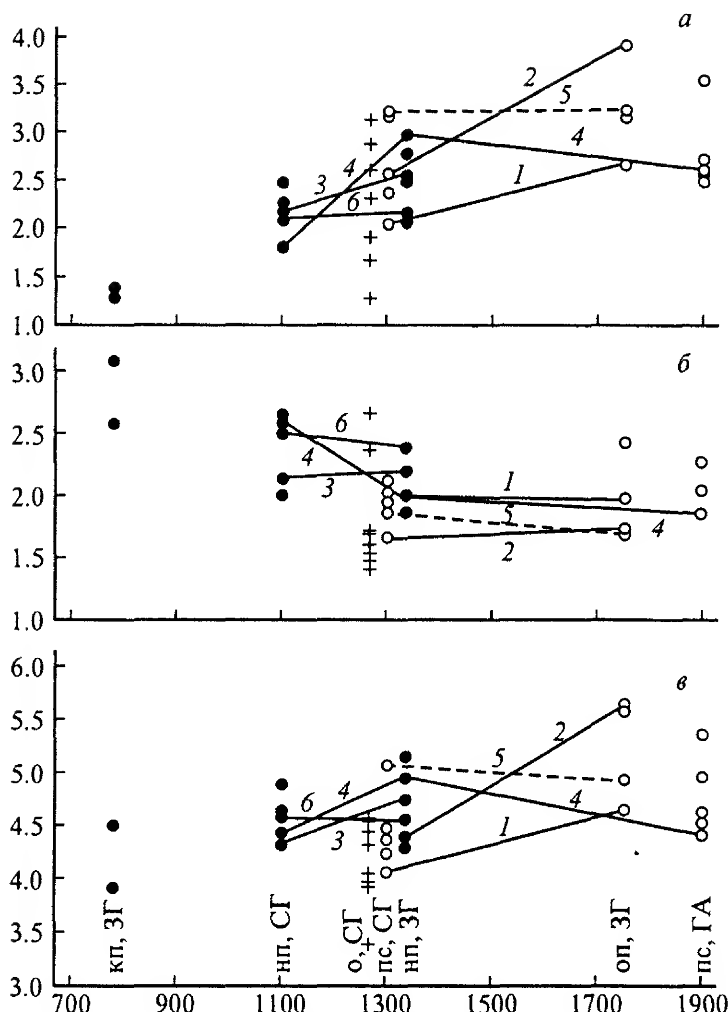


Рис. 2. Связь холодостойкости ($ХС_ф$), теплоустойчивости ($ТУ_ф$) и термостойкости ($ТС_ф$) фотосинтеза растений Гоби с высотой местности.

Каждая точка представляет отдельный вид растения. Темные точки и аббревиатура: кп — крайнеаридная пустыня, нп — настоящая пустыня; светлые точки: оп — остепненная пустыня, пс — пустынная степь; знак «+»: о — оазис. Транзитные виды: *1 — Allium mongolicum, 2 — A. polyrrhizum, 3 — Haloxylon ammodendron, 4 — Reaumuria songarica, 5 — Stipa gobica—S. glareosa, 6 — Zygophyllum xanthoxylon.* ЗГ — Заалтайская Гоби, СГ — Северная Гоби, ГА — Гобийский Алтай. По осям абсцисс — высота местности над ур. м., м. По осям ординат: *а* — $ХС_ф$, отн. ед.; *б* — $ТУ_ф$, отн. ед.; *в* — $ТС_ф$, отн. ед.

2 вида — *Reaumuria songarica* и селитрянка шароплодная *Nitraria sphaerocarpa*. Реомюрия заметно уступает селитрянке шароплодной в $ТУ_ф$, но, как более мелкая по размерам, превосходит последнюю по $ХС_ф$ (см. таблицу). Во всей подзоне в рассматриваемой экосистеме самые холодные почвы (Гунин и др., 1980). Вероятно, поэтому у реомюрии и селитрянки шароплодной самые высокие величины $ХС_ф$ из всех видов пустынного генезиса. К ним также примыкает пустынный вид *Anabasis brevifolia* из остепненной пустыни Заалтайской Гоби.

Вторая экосистема занимает верхнюю часть склона в пределах той же аридно-денудационной котловины. Из 4 изученных здесь растений самая низкая $ТУ_ф$ (см. таблицу) зарегистрирована у симпегмы Регеля *Sympegma regelii* — типичного петрофита, широко распространенного в горах от Монгольского Алтая до северного Тибета, Восточного Памира, Центрального Тянь-Шаня (Лавренко, 1962). Тем не

менее высокой $XC_ф$ она не выделяется. Интересно отметить также, что наименьшей $XC_ф$ характеризуется здесь кустарник хвойник Пржевальского *Ephedra przewalskii* — представитель единственного в Гоби вечнозеленого рода.

Особенности варьирования $XC_ф$ и $TY_ф$ доминантов подзоны остепненных пустынь в Заалтайской Гоби мы обсудим ниже в ряду растений пустынных степей.

Пустынная степь в Северной Гоби расположена на северной подгорной равнине хр. Гурван-Сайхан на высоте 1300 м над ур. м. в юго-восточной части системы Гобийского Алтая (рис. 2). В отдельные дни летом поверхность почвы в степи нагревается до 52—53 °С, температура приземного слоя воздуха в июне—августе в максимуме достигает 35—36 °С, в минимуме — 5—8 °С.

На супероптимальные температуры все виды, кроме *Allium polyrrhizum*, реагируют практически одинаково. $TY_ф$ изменяется от 1.89 у ковылька гобийского *Stipa gobica* до 2.11 отн. ед. у змеевки джунгарской *Cleistogenes songorica* (см. таблицу). Напротив, диапазон различий между видами по $XC_ф$ довольно широкий. Величина показателя у *Stipa gobica* (3.20) в сравнении с луком монгольским *Allium mongolicum* (2.06 отн. ед.) в 1.6 раза выше.

Для растений пустынной степи основные аргументы, которые были использованы для интерпретации различий в $XC_ф$ и $TY_ф$ пустынных видов, не подходят. Пустынно-степные виды обитают на относительно однородной выровненной защебненной поверхности. Проективное покрытие сообществ по годам и элементам мозаики колеблется от 10—12 до 25—30 %. В годы исследований (1970—1976) высота растений варьировала от 5—7 см у змеевки и полыни холодной *Artemisia frigida* до 10—15 см у *Stipa gobica*, луков и терескена серого *Krascheninnikovia ceratoides* (Пустынные..., 1981). По типу ареала большинство видов относится к центрально-азиатской группе: луки — гобийско-монгольские, змеевка и ковылек гобийский — северогобийские. Полынь холодная — казахстанско-сибирско-монгольский, а терескен — понтически-древнесредиземный вид (Пустынные..., 1981). Между тем терескен вместе с ковыльком галечным *Stipa glareosa*, так же, как и *S. gobica*, центральноазиатским видом, произрастают на высокогорных равнинах Тибетского нагорья (4500—6000 м над ур. м.), Восточного Памира, Западного и Северного Тибета, т. е. в пределах внутреннеазиатской области многолетних мерзлотных толщ грунтов (Лавренко, 1962). В Монголии оба ковылька в той или иной пропорции во всех экосистемах обитают вместе. У них сходные биометрические и структурно-функциональные характеристики (Пустыни..., 1988), в том числе и значения $XC_ф$ и $TY_ф$ (см. таблицу). Следовательно, обособление терескена и ковылька гобийского в группу с высокой $XC_ф$ не связано с микроклиматическим режимом экотопов в летний период, который для всех сообитателей растительных сообществ на плакоре в степи одинаков, а детерминировано, по-видимому, генетическими свойствами видов. К этому можно еще добавить, что по феноритмотипу *Stipa gobica* — летне-зимнезеленый вид. Наименьшая величина $XC_ф$ у *Allium mongolicum* также обусловлена особенностями его биологии. Этот типичный среднелетний вид развивается и цветет только в период летних дождей вместе с *A. polyrrhizum*. Однако в отличие от последнего не способен к продолжению вегетации при выпадении достаточного количества осадков в позднелетнее время.

Остепненная пустыня в Заалтайской Гоби простирается узкой полосой до 30 км на южном бэле хр. Шинэ-Джинст (западное крыло Гобийского Алтая) на высоте 1750 м над ур. м. (рис. 2). Термические условия региона крайне неустойчивы. В ночные часы и в периоды деятельности антициклонов нередко наблюдаются орографические температурные инверсии (сползание холодного воздуха с близлежащих гор), приводящие к понижению температуры на 3—5 °С.

В экосистеме первое место по $TY_ф$ принадлежит баглуру — 2.44 отн. ед. (см. таблицу), невысокому полукустарничку пустынного генезиса, который поселяется на межсайровых щебнистых гаммадах. Луки и *Stipa glareosa*, занимающие неглубокие опесчаненные ложбины, имеют близкие значения $TY_ф$. Тем не менее у *Allium mongolicum* оно достоверно выше.

Амплитуда различий между видами по $XC_ф$ такая же широкая, как и в пустынной степи Северной Гоби. Крайние позиции занимают луки. При этом у *A. polyrrhizum* зарегистрирована самая большая величина показателя (3.92 отн. ед.) среди всех исследованных на природном экологическом фоне растений Гоби (см. таблицу). Она значительно превосходит таковую у *Stipa glareosa* — 3.22 отн. ед. Как упоминалось выше, *Allium polyrrhizum* — гобийско-монгольский вид с иррадиациями на север в степную зону Монголии (Лавренко, 1980). По времени генеративного развития он относится к позднелетне-раннеосеннему типу. В сентябре 1997 г. мы наблюдали хорошее развитие *Stipa glareosa* и цветение отдельных особей *Allium polyrrhizum* в одной из межгородных долин хр. Шинэ-Джинст на высоте свыше 2000 м над ур. м., когда главные хребты Гобийского Алтая (Баян-Цаган, Их-Богдо, Бага-Богдо) были до пьедестала покрыты снегом. Это свидетельствует о способности вида переносить кратковременное воздействие периодических легких ночных заморозков, но повторных заморозков *A. polyrrhizum* в отличие от ковыльков не выдерживает (Юнатов, 1954).

Пустынная степь Гобийского Алтая занимает широкую выположенную долину на высоте 1900 м над ур. м. (рис. 2) между северными низкогорьями и сопочниками хр. Шинэ-Джинст и форбергами магистрального хребта. Несмотря на значительную приподнятость поверхности, температурный режим территории не холоднее, чем на южном бэле хр. Шинэ-Джинст и в пустынной степи Северной Гоби, так как она защищена от преобладающих западных и северо-западных ветров стыком Монгольского и Гобийского Алтая. Орографическую температурную инверсию с севера гасят форберги. По записям недельного термографа в июле—августе 1987 г. на опытном полигоне температура воздуха на высоте 10 см в максимуме варьировала от 20 до 41 °С, в минимуме ночью — от 5 до 14 °С.

В фитоценозах экосистемы по биомассе доминируют *Stipa glareosa* (52.3 %) и *Anabasis brevifolia* (39.6 %). В опытных вариантах с поливом и внесением азота доля первого возрастает до 84.4 и 80.3 %, а второго снижается до 5.8 и 11.2 % соответственно. Выбор объектов в экосистеме (см. таблицу) был продиктован расширением биологического и морфологического разнообразия видов. Изученным растениям свойственна высокая $ТУ_ф$ при узкой амплитуде различий между ними. По крайней мере $ТУ_ф$ *Oxytropis aciphylla* (2.28 отн. ед.) находится на уровне $ТУ_ф$ большинства видов-доминантов пустынь. В поливном и азотном вариантах опытов она еще больше — 2.80 и 2.62 отн. ед. соответственно. Причина высокой реализации фотосинтетической способности остролодочника при супероптимальных температурах, вероятно, заключена в особенностях его морфологии. По географо-фитоценотической классификации *O. aciphylla* принадлежит к степно-пустынным видам (Пустынные..., 1981). С другой стороны, по жизненной форме он единственный в степях и пустынях Гоби (кроме высокогорий) представитель растений-подушечников. В колючей кроне особей остролодочника накапливается полуминерализованная ветошь, которая в смеси с песком в уплотненном виде выполняет своего рода роль термоса. Темная ветошь днем нагревается и сохраняет тепло в течение всей ночи. Например, в холодных высокогорьях Восточного Памира температура ассимилирующих органов растений подобного типа в суточной динамике на 3—5 °С выше окружающего воздуха (Заленский, 1948). При этом суточная амплитуда температур не меняется, но общее количество тепла, получаемого видом, возрастает. В результате остролодочник проявляет признаки, близкие к пустынным видам: высокая $ТУ_ф$ при довольно низкой $XC_ф$. Типично летним по ритму развития растениям однолетней солянке *Salsola tragus* и примитивному полукустарничку *Artemisia caespitosa*, не испытывающим воздействия весенних и осенних холодов, также свойственны относительно большая $ТУ_ф$ и малая $XC_ф$ (см. таблицу). Самой высокой $XC_ф$ в пустынной степи отличается аяния — 3.55 отн. ед. В опытном варианте полива с азотом величина показателя возрастает до 4.17 отн. ед. Однако в настоящем анализе эта величина не могла быть использована, так как изучение зависимости фотосинтеза от температуры остальных гобийских растений (кроме еще *Oxytropis aciphylla* и *Artemisia caespitosa* в этом же

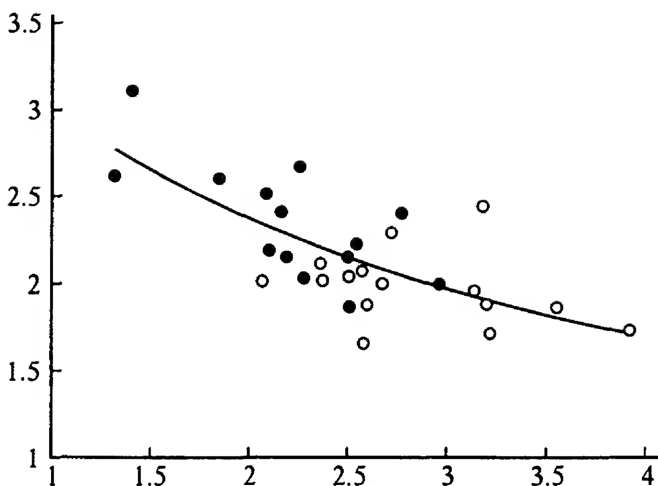


Рис. 3. Связь теплоустойчивости ($ТУ_ф$) с холодостойкостью ($ХС_ф$) фотосинтеза у растений Гоби. Обозначения точек те же, что и на рис. 2. По оси абсцисс — $ХС_ф$, отн. ед.; по оси ординат — $ТУ_ф$, отн. ед.

варианте опытов) велось на естественном экологическом фоне. Эту величину следует рассматривать как потенциальную возможность реализации фотосинтетической способности вида при субоптимальных температурах. На современном этапе эволюции пустынно-степных экосистем подобная реализация неосуществима, так как в природных условиях растения развиваются при стабильном дефиците доступного азота в почвах. Содержание гумуса в почвах пустынных степей в среднем около 0.4 %, настоящих и крайнеаридных пустынь — не превышает 0.2 % (Евстифеев, 1980; Пустынные..., 1981). Исключительно высокая $ХС_ф$ аянии, безусловно, определяется ее поздним ритмом вегетативного и генеративного развития. В экосистемах пустынно-степной полосы и в сайрах настоящих пустынь поздним летом—ранней осенью во время цветения она создает яркий желтый аспект на буро-зеленом фоне в большинстве своем увядающей растительности.

Сходство или различия норм реакции фотосинтеза растений на термический режим местообитаний разных экосистем иллюстрируют транзитные виды (см. таблицу; рис. 2). Экотипы пустынных видов саксаула и *Zygophyllum xanthoxylon* проявляют лишь тенденцию к увеличению $ХС_ф$ с повышением отметки местности с 1100 до 1320 м над ур. м. У *Allium mongolicum* и *A. polyrrhizum* различия по $ХС_ф$ между остепненной пустыней (1750 м) и пустынной степью (1300 м над ур. м.) составляют 30 и 50 % соответственно.

Несколько видоизменяет эти закономерности *Reaumuria songarica*. У реомюрии $ХС_ф$ резко повышается при переходе из настоящей пустыни Северной Гоби в таковую же в Заалтайском Гоби (в 1.6 раза) и несколько снижается по отношению к последней (на 12 %) в пустынной степи Гобийского Алтая (рис. 2). Крутое по высотному градиенту увеличение $ХС_ф$ реомюрии в вариантах настоящих пустынь связано не только с обитанием экотипов вида в эконишах с разным микротермическим режимом, но и с влажностью почвогрунтов. На плато в Заалтайской Гоби реомюрия питается влагой только атмосферных осадков (автоморфный режим), тогда как в депрессии Северной Гоби она получает дополнительное увлажнение за счет стока паводковой влаги с водосборной площади и конденсационной влаги близких грунтовых вод (полугидроморфный режим). Выше на других видах полукустарничков было показано, что при дефиците влаги $ХС_ф$ возрастает, $ТУ_ф$ снижается.

Связь $ТУ_ф$ с высотой местности у реомюрии является зеркальным отражением аналогичной связи холодостойкости фотосинтеза (рис. 2). Это свидетельствует о тождестве причин, определяющих неодинаковую реакцию вида на суб- и супероптимальные температуры в разных экосистемах по высотному профилю. Сопряженность

величин $ТУ_ф$ и $ХС_ф$ свойственна не только реомюрии, но и всем видам Гоби: с коэффициентом детерминации 0.5 $ХС_ф$ увеличивается с понижением $ТУ_ф$ (рис. 3).

У других транзитных видов (луки, саксаул, парнолистник желтодревесинный) с изменением абсолютной высоты местности $ТУ_ф$ остается практически одинаковой (рис. 2). Подобная реакция означает наследственную обусловленность показателя, что можно доказать на следующем примере.

Виды пустынной степи Северной Гоби (1300 м) в сравнении с заалтайскими (остепненная пустыня, 1750 м над ур. м.) могли иметь бóльшую $ТУ_ф$, сопоставимую с пустынными видами, если бы показатель детерминировался только микротермическими условиями экотопов. На самом деле в сухие и жаркие годы большинство из них предпочитают уход в покоящееся состояние без всяких признаков тепловой закалки (Александров, 1975) и увеличения $ТУ_ф$. Для луков подобное состояние является перманентным не только в сухие годы, но и в засушливые периоды относительно влажных лет. Но это не основной аргумент для доказательства наследственной природы обсуждаемых показателей. В этой же пустынной степи с низкорослой разреженной растительностью на плакоре виды обитают при равных микротермических условиях. В период между опытами по изучению температурной зависимости фотосинтеза эти виды проходили преадаптацию в одинаковом суб- и супероптимальном режиме. Тем не менее реакция фотосинтеза отдельных видов на весь диапазон таких температур в кратковременных опытах оказалась кардинально разной.

Однако самым главным аргументом в пользу генетической детерминированности $ТУ_ф$ и $ХС_ф$ служат данные по температурной зависимости поглощения CO_2 у растений оазиса в Северной Гоби. Заметим, что максимальная температура воздуха в примыкающей к мощному роднику неглубокой впадине на 1—2 °С выше, чем в окружающей ее пустынной степи. Из исследованных здесь видов мелкие по размерам травянистый многолетник *Carex stenophylloides* и однолетник *Chenopodium acuminatum* произрастают на антропогенно-дигрессионных поверхностях вне зоны влияния родниковых и грунтовых вод. Их аридный генезис и, возможно, более благоприятное азотное питание отражаются в самых больших величинах $ТУ_ф$, превышающих средний уровень показателя у пустынных видов, и низких значениях $ХС_ф$ (см. таблицу; рис. 2). Остальные виды — лугово-степные реликты *Achnatherum splendens*, *Elymus dasystachys*, интродуцированные малолетники *Avena sativa*, *Melilotus suaveolens* (луговой вид) и бореальные деревья *Populs laurifolia* и *Ulmus pumila* — по $ТУ_ф$ между собой различаются незначительно, но заметно уступают видам-аборигенам степей и пустынь. Напротив, по $ХС_ф$ растения оазиса дифференцированы исключительно широко. Максимальной $ХС_ф$ характеризуется *Populus laurifolia*, образующий в пределах основного ареала тополевые леса (уремы) в поймах крупных северных рек Монголии с сезонно-мерзлотными почвами (Юнатов, 1954). Замыкают группу культурный овес и *Ulmus pumila*, формирующий редколесья во всех ботанико-географических зонах Монголии восточнее сотого меридиана (Юнатов, 1954; Камелин, 1988). Эти данные подчеркивают экологическую, географическую, историческую и в конечном итоге генетическую обусловленность особенностей тепло- и холодоустойчивости фотосинтеза растений.

Заключение

Результаты причинно-следственного анализа варьирования температурной зависимости фотосинтеза у разных растений свидетельствуют о том, что оно закономерно. Варьирование обусловлено комплексом параметров косной среды, биологии, морфологии и генезиса видов. При сходстве тех или иных параметров реакция фотосинтеза на тепловой фактор у растений, обитающих в любой экосистеме, оказывается адекватной. Что касается ответа на вопрос, поставленный в качестве основной задачи настоящей работы, то он не может быть однозначным. Из обсуждения широкомасштабного материала очевидно, что температурная кривая фотосинтеза отображает как

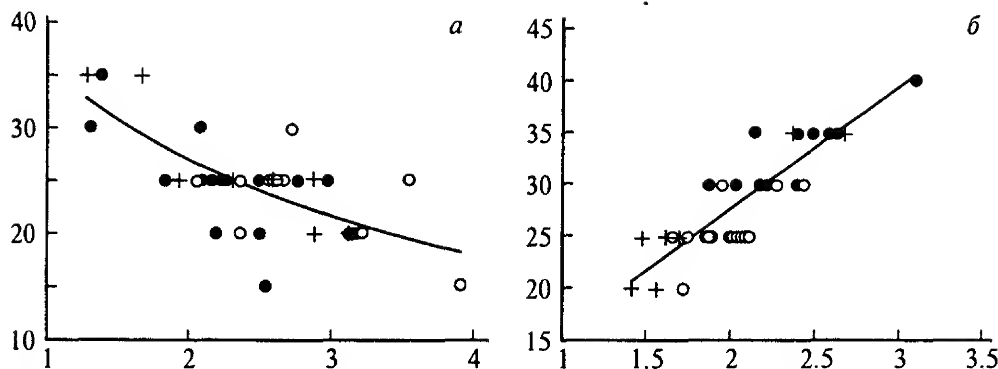


Рис. 4. Связь оптимальной температуры ($T_{опт}$) с холодостойкостью ($ХС_ф$) и теплоустойчивостью ($ТУ_ф$) фотосинтеза у растений Гоби.

Обозначения точек те же, что и на рис. 2. Для растений, у которых в таблице показаны пределы варьирования $T_{опт}$, в регрессию $T_{опт}$: $ХС_ф$ брали минимальные значения $T_{опт}$, а в регрессию $T_{опт}$: $ТУ_ф$ — максимальные. По осям абсцисс: *а* — $ХС_ф$, отн. ед.; *б* — $ТУ_ф$, отн. ед. По осям ординат — $T_{опт}$, °С.

термический режим конкретного экотопа, так и режим в ходе исторического развития вида, амплитуда которого представлена в пределах ареала его распространения. Кроме того, температурная кривая интегрирует биолого-морфологические и функциональные (водообмен, фотосинтетический метаболизм, распределение ассимилятов и др.) свойства самих растений, благодаря которым они корректируют температуру ассимилирующих органов, приводя ее к наследственно обусловленной норме (Слемнёв, 1988).

Согласно представлениям Р. В. Камелина (1988), пустынная флора Монголии формировалась путем жесткого отбора видов на большую ксерофильность, на значительную холодостойкость и на устойчивость к засолению. Эволюционный отбор в направлении увеличения холодостойкости подтверждается более широкой дифференциацией исследованных видов Гоби по холодостойкости фотосинтеза в сравнении с теплоустойчивостью процесса. Коэффициент детерминации экспоненциальной регрессии $T_{опт}$ с $ХС_ф$ (0.52) существенно ниже, чем линейной связи $T_{опт}$ с $ТУ_ф$ (0.75) (рис. 4). Отношение максимальной $ХС_ф$ среди растений зональных экосистем у *Allium polyrrhizum* (3.92) к минимальной у *Iljinia regelii* (1.31 отн. ед.) составляет 3 : 1, тогда как подобное соотношение величин по $ТУ_ф$ между *Zygophyllum potaninii* (3.11) и *Stipa glareosa* (1.72 отн. ед.) равно 1.8 : 1 (реликтовые и интродуцированные виды в расчет не приняты). В этих различиях и зашифрована основная информация об особенностях реакции растений Гоби на тепловой фактор. Расшифровать различия соотношений возможно путем сравнительного анализа наших данных с результатами исследования температурной зависимости потенциального фотосинтеза растений из аналогичных биомов, исходя из общности происхождения пустынных флор горной Центральной Азии и равнинных областей Древнего Средиземья (Камелин, 1988). Так, в Центральном Казахстане у 28 степных и пустынных видов (в том числе, у *Krascheninnikovia ceratoides*, *Artemisia frigida* и других видов полыней, у 4 видов рода *Stipa*) $T_{опт}$ находится в пределах 27—35 °С, а максимальная температура фотосинтеза достигает 42—45 °С (Заленский и др., 1961). У растений Гоби нижняя граница $T_{опт}$ 15—20 °С (см. таблицу) намного ниже таковой у северотуранских видов (27 °С), а $T_{макс}$ у пустынно-степных видов в среднем одинакова, но варьирует в более широком диапазоне от 38 до 51 °С. У доминантов крайнеаридной и настоящих пустынь $T_{макс}$ заметно выше — 45—56 °С (Слемнев, 1983). Эти значения совпадают с величинами $T_{макс}$ (45—55 °С) у 18 видов жаркой песчаной пустыни Каракумы (Вознесенский, 1977).

Таким образом, из данного сопоставления становится ясно, что эволюционная адаптация растений пустынных степей и пустынь Монголии к горным криоаридным

условиям действительно сопровождалась увеличением $ХС_ф$ с сохранением столь же высокой $ТУ_ф$, как у туранских видов. (Последнее объясняется как достаточно высокими дневными температурами в вегетационный период, так и обитанием в основном низкорослых растений в Гоби на почвогрунтах, покрытых темным щебнистых панцирем). В результате подобной адаптации у большинства гобийских растений расширилась зона термотолерантности усвоения CO_2, которую характеризует введенный мною индекс термостойкости фотосинтеза $ИТС_ф$. При этом во всех зональных экосистемах наибольшие величины $ИТС_ф$ присущи видам центральноазиатского генезиса или видам с иными типами ареалов, но с иррадиациями на север и в высокогорья (см. таблицу). В пустынных степях и остепненной пустыне — это *Allium polyrrhizum* (5.66), *Anabasis brevifolia* (5.62), *Ajania fruticulosa* (5.41), *Stipa gobica* (5.09); в настоящих пустынях — *Nitraria sphaerocarpa* (5.17), *Reaumuria songarica* (4.97), *Salsola passerina* (4.90); в крайнеаридной пустыне — *Zygohyllum potaninii* (4.50 отн. ед.). Для сравнения добавим, что в пойме р. Орхон на севере Монголии на сезонно-мерзлотной почве максимальная величина $ИТС_ф$ у стержнекорневого многолетника *Sanguisorba officinalis* достигает 6.09 отн. ед. (Цоож, 1992).

В заключение необходимо подчеркнуть, что большие значения $ИТС_ф$ свидетельствуют о способности того или иного вида наиболее полно реализовать свой фотосинтетический потенциал на всем градиенте варьирующих в ходе онтогенеза растений экологических режимов. Кроме того, в пределах любой экосистемы виды с большим $ИТС_ф$ являются наиболее приспособленными к экстремальным температурным условиям и, как правило, занимают доминирующие позиции в растительных сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 230 с.

Береснева И. А. Мезо- и микроклиматические ресурсы Монгольской Народной Республики // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино, 1988. С. 15—38.

Береснева И. А., Рачковская Е. И. К вопросу о факторах зональности в южной части МНР // Проблемы освоения пустынь. 1978. № 1. С. 19—29.

Быков О. Д., Кошкин В. А. Усовершенствованная установка для массовых определений потенциальной интенсивности фотосинтеза радиометрическим методом // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973. Вып. 2. С. 55—62.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., 1977. 256 с.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965. 306 с.

Герасименко Т. В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 4. С. 493—504.

Грубов В. И. Растения Центральной Азии. М.; Л., 1963. Вып. 1. 166 с.

Гунин П. Д., Дедков В. П., Дедкова Н. А. Радиационно-тепловой баланс и основные черты микроклимата Заалтайской Гоби // Проблемы освоения пустынь. 1980. № 2. С. 30—46.

Евстифеев Ю. Г. Крайнеаридные почвы Гоби // Там же. 1980. С. 20—30.

Заленский О. В. О температурном и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 6. С. 570—581.

Заленский О. В., Штанько Т. П., Пономарева М. М. О фотосинтезе растений Центрального Казахстана // Матер. Казахстан. конф. по пробл. «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л., 1961. С. 130—141.

Камелин Р. В. Введение. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 6—14.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 169 с. (Комаровские чтения. Вып. 15).

Лавренко Е. М. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики // Проблемы освоения пустынь. 1978. № 1. С. 3—19.

Лавренко Е. М. Введение. О положении Булган-сомона в системе ботанико-географического районирования Монголии // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган-сомон). Л., 1980. С. 7—12.

Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. 217 с.

Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган-сомон). Л., 1981. 259 с.

Слемнев Н. Н. Влияние полива на растения пустынно-степной зоны МНР // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 55—58.

Слемнев Н. Н. Адаптация степных и пустынных растений Монголии к температуре // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л., 1983. С. 370—371.

Слемнев Н. Н. Экологические аспекты фотосинтеза и продуктивности растений Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 135—187.

Слемнев Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 418—436.

Слемнев Н. Н., Болд Д., Казанцева Т. И. и др. Опыт повышения продуктивности пастбищ остепненных пустынь в Заалтайской Гоби (МНР) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1533—1538.

Тимофеев Д. А. Геоморфологический очерк меридионального профиля Шинэ-Джинст — Эхийн-Гол — Цаган-Богдо // Проблемы освоения пустынь. 1980. № 2. С. 12—20.

Цоож Ш. Характеристика фотосинтетической деятельности луговых растений поймы р. Орхон (Монголия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 16 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1954. 352 с. (Тр. Монг. комис. Вып. 56).

Bauer H., Larcher W., Walker R. B. Influence of temperature stress on CO_2-gas exchange // Photosynthesis and productivity in different environments. International Biological Programme. Cambridge, 1975. Vol. 3. P. 557—586.

Berry J., Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants // Ann. Rev. Plant. Physiol., 1980. Vol. 31. P. 491—543.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 III 1999

SUMMARY

The temperature dependence of potential photosynthesis in plants of Gobi (31 species) desert ecosystems in different altitudes (780—1900 m above sea-level) was investigated by radiometric method. New integral indexes reflecting the response of photosynthesis to sub- and superoptimal temperatures are introduced. Variation of these indexes among different plants is associated with environmental parameters, biological and morphological characteristics, and history of plant species. The evolutionary adaptation of plants in Gobi occurred towards increasing cold-resistance of photosynthesis. As a result the amplitude of thermotolerance of photosynthesis was considerably widened in the dominant species grown under cryo-arid conditions of Gobi. The level of photosynthesis thermotolerance is usually the highest in the plants of Central Asian origin.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272.46(268.46)

© Т. А. Михайлова

СТРУКТУРА И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ЛАМИНАРИЕВОГО ФИТОЦЕНОЗА В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. STRUCTURE AND INTERANNUAL DYNAMICS OF *LAMINARIA* PHYTOCOENOSIS IN THE WHITE SEA

В период 1994—1998 гг. исследовался фитоцеиоз Laminaria digitata + L. saccharina — Odonthalia dentata + Phycodrys rubens, расположеиный иа глубине 6—7 м в районе Соловецких о-вов. Выявлеиы пределы межгодовых колебаний 10 параметров фитоценоза, в том числе видового состава, количества видов и видовой иасыщенности фитоцеиоза, значеиий биомасс видов и всего фитоценоза, индексов видового разнообразия всего фитоценоза и его структуриых элемеитов, плотности поселеиия и размерио-возрастной структуры популяций ламииариевых. Устаиовлеио, что межгодовые измеиеиия в климаксном фитоцеиозе незиачительны, что свидетельствует о его стабильности во времени.

Ключевые слова: ламииариевые фитоценозы, межгодовая дииамика, видовой состав, биомасса, видовое разнообразие, ярусиость, плотиость поселеиия ламинариевых, размерно-возрастиая структура популяций, Белое море.

В связи с многолетним промыслом ламинариевых в Белом море особую актуальность имеют мониторинговые исследования. Для оценки степени изменений, происходящих в биоценозах при различных нарушениях, необходимо иметь представление о норме. Поэтому изучение естественных климаксных сообщеотв не менее важно, чем изучение сукцессий при нарушениях. На наш взгляд, одноразовых описательных исследований недостаточно, так как в естественных сообществах ежегодно происходят изменения, обусловленные гидрологическими метеорологическими особенностями каждого отдельного года. В литературе по Белому морю практически отсутствуют полноценные данные о составе и структуре сообществ макроводорослей и их изменениях во времени. Именно такие исследования могут служить основой для мониторинга. С целью описания естественного ламинариевого сообщества в динамике было предпринято многолетнее изучение одного из фитоценозов ассоциации Laminaria saccharina + + L. digitata. Эта ассоциация является типичной для Белого моря и, кроме того, преимущественно в ней сосредоточен современный промысел ламинариевых.

Материал и методика

Полевые работы выполняли в 1994—1998 гг. в районе Соловецких о-вов. Отбор проб проводили в проливе Печаковская салма, между островами Соловецкий и Большой Заяцкий на глубине 6—7 м в июле каждого года.

Соленость в районе исследования составляет 27 ‰ (Чугайнова, Коренников, 1995), прозрачность 6 м, максимальная скорость придонного течения 0.13 м/с, температура воды (средняя с мая по июль включительно) в период наблюдений варьировала от 4.0 до 8.3 °С. Данные по температуре воды предоставлены Архангельской гидрометеослужбой. Глубина определялась водолазом при помощи глубиномера или ручным лотом с лодки. Гидродинамические характеристики определяли при помощи измерителя скорости и направления течений СМ-2, прозрачность воды — при помощи диска Секки.

Пробы отбирали в 3—6 (18)-кратной повторности водолазным способом при помощи мерных рамок 1 м^2 и (или) 0.25 м^2. При обработке проб определяли видовой состав водорослей и сырую массу каждого вида (у кораллиновых массу не определяли); для каждого растения *Laminaria saccharina*, *L. digitata* и *Alaria esculenta* — возраст (по количеству колец на поперечном срезе черешка вблизи ризоидов), состояние зрелости, измеряли длину и массу растений; для проростков ламинариевых, не достигших в длину 5 см, — количество и общую массу. Для эпифитов выявляли видовой состав, массу каждого вида и место прикрепления на слоевище базифита.

Для описания фитоценоза применяли следующие оценочные параметры: 1) видовой состав фитоценоза; 2) число видов в фитоценозе в целом, в 1, 2 и 3-м ярусах и в синузии эпифитов; 3) видовая насыщенность фитоценоза (число видов/м^2); 4) биомасса вида, г/м^2; 5) биомасса фитоценоза, г/м^2 или кг/м^2; 6) индекс видового разнообразия (ИВР) всего фитоценоза, 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов;[1] 7) доля биомассы 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов в биомассе фитоценоза, %; 8) плотность поселения пологовых растений (экз./м^2), т. е. растений, длина которых превышает 50 см; 9) возрастная структура ценопопуляции: доля (%) растений каждой возрастной группы в ценопопуляции с учетом всех растений, включая эпифитирующие; 10) размерная структура ценопопуляции: плотность поселения растений (экз./м^2) каждой размерной группы с учетом растений, произрастающих только на грунте.

Результаты и обсуждение

Полученные данные позволяют подробно охарактеризовать структуру и динамику естественного ламинариевого сообщества.

Общее число видов сообщества сравнительно высокое и составляет в разные годы от 23 до 37 (табл. 1). Среди *Chlorophyta* отмечено всего 7 видов, которые встречаются не каждый год. Практически постоянно присутствуют *Ulvaria obscura* и *Chaetomorpha melagonium*, реже — *Acrosiphonia arcta*, *Spongomorpha aeruginosa* и *Enteromorpha prolifera*. Эти виды — сезонные организмы некрупных размеров, поэтому играют в сообществе подчиненную роль. Отдел *Phaeophyta* представлен 21 видом. Из крупных водорослей постоянными являются средообразующие виды *Laminaria digitata* и *L. saccharina*, а также *Desmarestia aculeata*. Практически всегда присутствует *Alaria esculenta*, но в сообществе этот вид является редким. В годы, когда он был отмечен, плотность его поселения не превышала 1 экз./м^2 (табл. 2). Кроме того, для сообщества характерны тонконитевидные, преимущественно эпифитирующие виды бурых водорослей в основном из порядка *Ectocarpales*, а также *Litosiphon filiformis*, *Stictyosiphon curta* и *Sphacelaria plumosa*. Изредка в сообществе отмечаются *Chorda filum* и *C. tomentosa*. Редко, отдельными экземплярами встречаются фукусовые водоросли. В целом в Белом море сублиторальные фукоиды сосредоточены на глубинах от 0 до 2 м и для данного сообщества не характерны. По видовому составу красные водоросли так же обильны, как и бурые (21 вид). Среди них преобладают виды, имеющие кустистые слоевища. Также для сообщества характерны корковые *Rhodophyta*.

Межгодовые колебания числа видов в фитоценозе складываются в первую очередь за счет редких и сезонных видов.

Видовая насыщенность — величина, пропорциональная общему числу видов в сообществе. Она свидетельствует о степени равномерности пространственного распределения видов сообщества. В данном фитоценозе видовая насыщенность составляет от 11.6 до 24.0 видов/м^2. Ввиду того что разница между общим числом видов и

---

[1] $ИВР = -\sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2 \left(\frac{m_i}{M} \right)$ (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982), где m_i — биомасса i-го вида (г/м^2), M — биомасса соответственно целого фитоценоза, 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов (г/м^2).

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и биомасса г/м^2 водорослей в фитоценозе по результатам мониторинговых наблюдений

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
			Chlorophyta		
Chaetomorpha melagonium (Web. et Mohr) Kütz.		+	+	+	
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag.		+		+	
Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek			+	+	
Protomonostroma undulatum (Wittr.) Vinogr.		+			
Enteromorpha intestinalis (L.) Link		+			
E. prolifera (Müll.) J. Ag.		+		+	
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral		1.3±0.7	+	1.8±1.4	+
			Phaeophyta		
Pilayella litoralis (L.) Kjellm.	+	+	+		+
P. varia Kjellm.		+	0.2±0.1	+	+
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis	+	+	+	+	+
E. fasciculatus Harv.			+	+	+
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.		+	+		+
E. penicillatus (Ag.) Kjellm.				+	
Laminariocolax tomentosoides (Farl.) Kylin			+	+	+
Gononema aecidioides (Rosenv.) Pedersen	+		+	+	+
Sphacelaria plumosa Lyngb.		0.1±0.1	+	+	
Litosiphon filiformis (Reinke) Batters	+		+	+	+
Stictyosiphon curta Jaasund		+	+	+	+
S. tortilis (Rupr.) Reinke			0.3±0.3		
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	407.4±367.0	127.8±63.8	1476.0±1368.5	167.3±111.7	37.0±25.7
Chorda filum (L.) Lamour.				+	
C. tomentosa Lyngb.		+		+	
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	4394.2±1135.6	5756.8±1416.6	3234.5±1513.9	5472.3±3971.1	5004.4±1940.8
L. saccharia (L.) Lamour	3264.0±907.7	2305.3±476.3	3080.4±1236.8	3481.8±973.4	3488.8±1540.5
Alaria esculenta (L.) Grev.	140.0±85.4	298.6±234.2		107.3±60.5	

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
Fucus distichus L.	6.8±6.8				
F. vesiculosus L.	7.8±6.7	+	+	2.9±2.9	
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis	6.8±6.8	45.3±45.3			4.0±4.0
		Rhodophyta			
Porphyra abyssicola Kjellm		+	+	+	+
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papehf.	+		+	+	+
Rhodochorton spetsbergense Kjellm.		+	+		
Polyides caprinus (Gunn.) Papenf.		0.1±0.1			
Hildenbrandtia rubra (Sommerf.) Menegh.		+			+
Corallinaceae Lamour.		+			+
Euthora cristata (L.) J. Ag.	1.6±1.0	2.8±1.4	1.4±1.1	8.8±4.9	+
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen	10.6±5.7	10.2±4.9	29.5±10.3	41.9±28.3	0.6±0.3
Coccotylus truncatus (Pall.) Wynne et Heine	7.0±3.7	8.2±2.7	29.3±9.0	57.8±38.0	+
Ahnfeltia plicata (Huds.) Fries	+	+	+	0.5±0.5	
Palmaria palmata (L.) Kuntze	24.0±22.8	156.7±52.0	94.3±40.9	15.1±10.6	0.7±0.7
Devaleraea ramentacea (L.) Guiry		+			
Scagelia pylaisaei (Mont.) Wynne	+		+	+	+
Ceramium circinatum (Kütz.) J. Ag.			+	+	
Ptilota plumosa (L.) Ag.	1.0±1.0	1.9±1.1	1.4±1.1	3.4±2.3	+
Pantoneura baerii (P. et R.) Kylin		+	+	+	+
Phycodrys rubens (L.) Batt.	223.4±196.7	13.7±5.7	8.5±1.9	55.8±25.5	20.7±10.2
Polysiphonia arctica J. Ag.	5.6±5.6	0.3±0.3	0.6±0.5	0.5±0.4	+
P. nigrescens (Smith) Grev.	+	+			
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva		+	+	+	
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	17.4±6.5	59.8±21.3	72.7±61.0	80.6±55.2	8.2±4.0
Биомасса сообщества, г/м^2	8517.8±826.7	8789.1±1504.5	8029.3±2036.2	9497.6±3701.0	8564.4±2275.0
Число видов	23	37	34	36	28
Видовая насыщенность, число видов/м^2	11.6±1.7	14.7±1.2	24±1.2	22±2.8	17.7±1.3
ИВР	1.14±0.17	0.90±0.10	1.39±0.09	1.07±0.20	0.80±0.15

ТАБЛИЦА 2

Плотность поселения пологовых растений ламинариевых водорослей в фитоценозе, экз./м^2

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
Alaria esculenta	1.0±0.4	0.1±0.1		1.0±0.4	
Laminaria digitata	4.2±1.3	5.8±1.1	5.7±2.9	8.5±5.2	5.3±1.5
L. saccharina	13.4±5.4	9.1±3.1	6.7±1.9	9.5±2.2	6.7±2.8
Общая плотность	18.6±5.0	13.9±2.6	12.3±3.8	19.0±7.0	12.0±1.5

видовой насыщенностью сравнительно высока, можно говорить о том, что сообщество довольно мозаично. Сильные межгодовые вариации видовой насыщенности объясняются теми же причинами, что и колебания общего числа видов, т. е. непостоянной встречаемостью редких и сезонных видов.

Общая биомасса фитосообщества за период исследования изменяется от 8 до 9.5 кг/м^2 (табл. 1). Она определяется биомассой ламинарий, которые являются доминантами сообщества. Биомасса у *Laminaria digitata* колеблется в пределах от 3 до 6 кг/м^2, межгодовые изменения достигают 70 %, у *L. saccharina* — от 2 до 4 кг/м^2, межгодовые изменения не превышают 34 % (табл. 1). В период наблюдений биомасса *L. digitata* изменялась в соответствии с межгодовыми колебаниями температуры воды (средней с мая по июль включительно); применительно к *L. saccharina* подобная зависимость не прослеживается (рис. 1). Биомасса *Desmarestia aculeata* колеблется в пределах от 0.05 до 1.5 кг/м^2. Этот вид образует значительных размеров кусты, части которых могут отрываться и запутываться среди слоевищ крупных водорослей. Ввиду этого распределение *D. aculeata* в сообществе неравномерно, поэтому вариации его обилия весьма существенны: в смежные годы биомасса вида может изменяться в 10 и более раз (табл. 1). Биомасса *Alaria esculenta* варьирует в пределах от 100 до 300 г/м^2, биомасса *Fucus distichus* и *F. vesiculosus* не превышает 10 г/м^2, а биомасса *Ascophyllum nodosum* — 50 г/м^2. Другие *Phaeophyta* — в основном мелкие и микроскопические виды, биомасса этих водорослей ничтожно мала. Зеленые водоросли также имеют ничтожно малую биомассу. Из красных водорослей наиболее обильны *Palmaria palmata*, *Phycodrys rubens* и *Odonthalia dentata*, биомасса каждого из них может составлять 100 г/м^2 и более. Биомасса *Fimbrifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus* обычно не превышает 50 г/м^2, биомасса *Euthora cristata*, *Ptilota plumosa* и *Polysiphonia arctica* — 10 г/м^2, при этом биомасса каждого из этих видов год от года может изменяться в несколько десятков раз. Остальные *Rhodophyta* менее обильны.

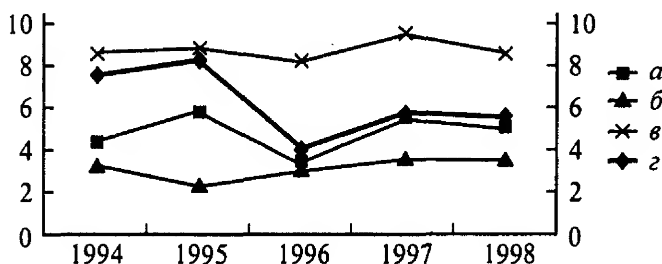


Рис. 1. Межгодовая динамика температуры воды и биомассы водорослей в фитоценозе.

а—в — биомасса: *а* — *Laminaria digitata*, *б* — *L. saccharina*, *в* — фитоценоза; *г* — температура воды. По оси абсцисс — годы. По осям ординат: слева — биомасса, кг/м^2; справа — температура, °С.

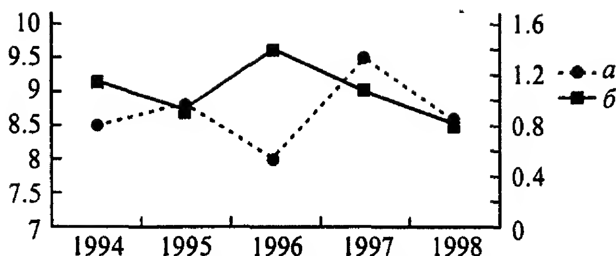


Рис. 2. Динамика биомассы (*а*) и *ИВР* (*б*) фитоценоза.
По оси абсцисс — годы. По осям ординат: слева — биомасса, кг/м^2; справа — значение *ИВР*, бит.

Таким образом, биомасса фитоценоза определяется особенностями роста доминирующих видов и может заметно варьировать в зависимости от продукционных характеристик популяций доминантов, которые в свою очередь зависят от метеорологических условий года. Межгодовые изменения общей биомассы сообщества незначительны — не превышают 15—20 % и составляют от 100 г до 1.5 кг.

ИВР фитоценоза за период наблюдений составил от 0.8 до 1.39. Сравнительно высокий показатель *ИВР* обусловлен в первую очередь бидоминантностью фитоценоза. Как правило, межгодовые изменения *ИВР* фитоценоза находятся в обратной связи с изменениями общей биомассы фитоценоза (рис. 2). С увеличением последней, а значит с увеличением главным образом биомассы доминантов снижается вклад в общую биомассу остальных водорослей фитоценоза, за счет чего и происходит снижение *ИВР*. Поскольку *ИВР* определяется не только биомассой доминантов, но и долей сопутствующих видов в общей биомассе фитоценоза, в данном сообществе низкое значение *ИВР* в 1998 г. может быть обусловлено уменьшением доли сопутствующих ламинариям видов, несмотря на то что биомасса фитоценоза была сравнительно низкая.

Фитоценоз имеет четко выраженную ярусность. В 1-м, или верхнем, ярусе за период с 1994 по 1998 г. отмечалось от 4 до 7 видов водорослей. Состав доминантов отличается стабильностью: на протяжении 4 лет доминантами яруса являются *Laminaria digitata* и *L. saccharina*, субдоминант — *Desmarestia aculeata*.

Доля биомассы 1-го яруса также отличается значительной стабильностью: на него приходится 94—97 % биомассы всего фитоценоза. *ИВР* 1-го яруса несколько варьирует год от года (от 0.68 до 1.15), но остается довольно высоким, что обусловлено бидоминантностью яруса.

Во 2-м ярусе в разные годы было отмечено от 9 до 27 видов водорослей, по видовому составу и биомассе преобладают *Rhodophyta*. Состав доминантов остается постоянным: доминирует либо *Odonthalia dentata*, либо *Phycodrys rubens*, в состав субдоминантов входят *Fimbrifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus*. Межгодовые различия в числе видов образуются преимущественно за счет редких видов. Доля яруса в общей биомассе фитоценоза составляет от 0.3 до 2.5 % в разные годы. *ИВР*, как правило, достигает высоких значений — от 1.22 до 2.21. Более низкое значение *ИВР* наблюдалось только в 1998 г. (0.81), поскольку большинство типичных представителей яруса имели ничтожно малую биомассу. Тем не менее даже в исключительных случаях *ИВР* 2-го яруса составляет сравнительно высокую величину.

3-й ярус представлен корковыми водорослями — *Hildenbrandtia rubra* и видами *Corallinaceae*, биомасса которых не определялась.

Характерна синузия эпифитов, приуроченная преимущественно к черешкам ламинариевых водорослей. В синузии отмечено от 11 до 25 видов. Преобладают факультативные эпифиты, т. е. те же виды, которые растут на грунте и характерны для 1-го и 2-го ярусов. Состав доминантов (по биомассе) остается сравнительно стабильным: доминируют в различные годы либо *Laminaria saccharina* и *Palmaria palmata* вместе, либо один из этих видов, в этом случае обычно другой вид является субдоминантом. Интересно отметить, что *P. palmata* — типичный литофит, однако в

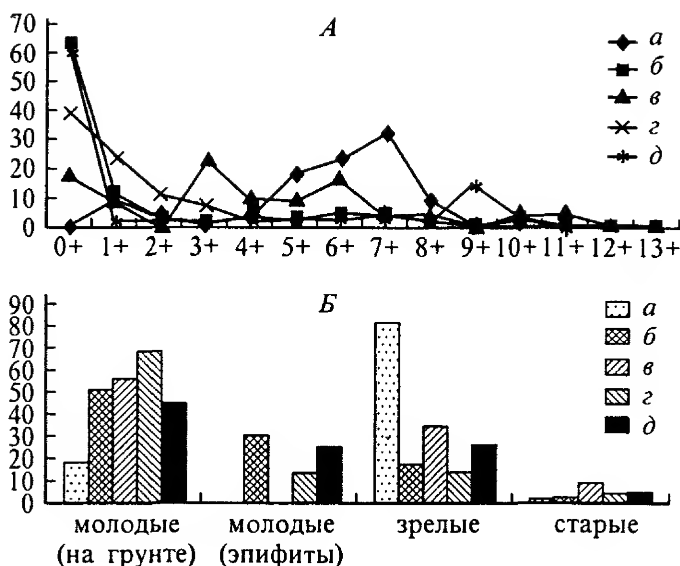


Рис. 3. Возрастная структура популяции *Laminaria digitata* в фитоценозе.

Годы наблюдений: *а* — 1994, *б* — 1995, *в* — 1996, *г* — 1997, *д* — 1998. По осям абсцисс: *А* — возраст, годы; *Б* — возрастные группы. По осям ординат — доля, %.

данном сообществе пальмария развивается преимущественно эпифитно и при этом достигает более крупных размеров (до 50 см выс.) и большей биомассы, чем на грунте. Более низкая, но также заметная биомасса отмечена у *Laminaria digitata*, *Phycodrys rubens* и *Odonthalia dentata*. В синузии всегда присутствует практически неизменный состав мелких и микроскопических облигатных эпифитов и эндофитов: *Audouinella efflorescens*, *Rhodochorton spetsbergense*, *Spongomorpha aeruginosa*, *Gononema aecidioides*, *Litosiphon filiformis* и *Stictyosiphon curta*. Межгодовые различия в числе видов, входящих в синузию эпифитов, складываются главным образом за счет факультативных эпифитов. Эпифиты присутствуют в сообществе всегда, доля синузии в биомассе всего фитоценоза составляет от 1 до 4.5 %, однако постоянные изменения в количественном соотношении факультативных эпифитов отражаются на колебаниях *ИВР* синузии. В тех случаях, когда наблюдалось количественное преобладание одного из видов среди эпифитов, *ИВР* составлял незначительную величину (от 0.2 до 0.5). Но если несколько видов эпифитов имели сопоставимую биомассу, то *ИВР* синузии становился довольно высоким (в 1998 г. *ИВР* = 1.96).

Популяция *Laminaria digitata*. Биомасса этого вида в различные годы составляет от 51.2 до 68.9 %, а плотность — от 22.6 до 46.3 % от общих биомассы и плотности всех ламинариевых. За период исследований кривые возрастной структуры популяции *L. digitata* имеют различную конфигурацию, но всегда в популяции присутствуют растения практически всех возрастов (рис. 3, *А*), характерных для беломорских популяций данного вида (Макаров, Шошина, 1998). Максимальный возраст (13+ лет) отмечен в 1995 г., преимущественно растения этого вида доживают до 9—11 лет. Спороношение начинается с возраста 5+ лет, и в дальнейшем растение может спороносить до конца жизни. К молодым возрастным группам можно отнести растения возрастов 0+—4+ лет, к зрелым — растения возрастов 5+—9+ лет, к старым — 10+—13+ лет. В отдельные годы растения возраста 0+ лет были обнаружены в очень небольших количествах либо отсутствовали полностью (рис. 3, *А*). Но поскольку пополнение обеспечивается не одним поколением, а генерациями ближайших 5 лет и группа молодых растений в популяции всегда обильна, длительное существование популяции вида *L. digitata* возможно без ежегодного появления проростков (рис. 3, *Б*). Часть молодых растений селится на черешках старых слоевищ

ламинарий (рис. 3, *Б*), которые, отмирая, не дают завершить цикла развития эпифитам. В то же время, по нашим данным, ежегодно более половины молодых растений отмечено растущими непосредственно на грунте (рис. 3, *Б*). Таким образом, несмотря на неизбежную элиминацию молодых эпифитирующих растений этого вида, данная популяция не испытывает недостатка в растениях подроста.

Частотное распределение растений ценопопуляции *Laminaria digitata* по размерным группам показывает, что наиболее обильными являются группы растений небольших размеров (до 1 м дл.), при этом в большей или меньшей степени всегда присутствуют группы растений более крупных размеров. Самые крупные растения превышают 5 м дл. (рис. 4, *А*). Плотность поселения пологовых растений в различные годы составляет в среднем от 4.2 до 8.5 экз./м² (табл. 2).

Популяция *Laminaria saccharina*. Биомасса этого вида в различные годы составляет 27.6—48.8 %, а плотность — 50.0—72.0 % от общей биомассы и плотности всех ламинариевых водорослей. За период исследований в популяции всегда присутствуют возрастные группы от 0+ до 3+ лет (рис. 5). Максимальный возраст (5+ лет) отмечен в 1995 г., преимущественно растения этого вида доживают до 3 лет. Известно, что *L. saccharina* в Белом море приступает к размножению в конце первого года жизни (Макаров, 1979; Шошина, Макаров, 1995; Макаров, Шошина, 1998). В нашем материале растения со спороносными пятнами встречались преимущественно с возраста 2+ лет, реже 1+ лет. В дальнейшем растение может спороносить до конца жизни. К молодым возрастным группам этого вида относятся растения возраста 0+ лет, к зрелым — 1+ и 2+ лет, к старым — с возраста 3+ по 5+ лет. В популяции, как правило, преобладают молодые, т. е. сеголетние, растения (рис. 5). Это объясняется стратегией жизни вида *L. saccharina*, который имеет относительно короткий цикл развития. Поскольку пополнение обеспечивается за счет поколения только одного года, популяция *L. saccharina* ежегодно производит достаточное количество проростков для нормального длительного существования популяции. В течение первого года жизни проростки подвергаются значительной элиминации. От степени выживания проростков в предыдущий год зависит количество растений возраста 1+ лет в популяции. Элиминация среди зрелых растений менее выражена, поэтому в популяции всегда сохраняется достаточное количество зрелых спороносных водорослей.

Часто растения этого вида поселяются эпифитно, причем подавляющее большинство эпифитов относится к возрастной группе 0+ лет. В то же время нередко как эпифиты были отмечены растения возрастов 1+ и 2+ лет и даже старые растения возраста 3+ лет. Дело в том, что рассматриваемое нами сообщество представляет собой двухвидовые заросли. Поэтому эпифиты могут поселяться не только на старых растениях *Laminaria saccharina*, но и на зрелых и старых растениях *L. digitata*. Проростки *L. saccharina*, поселившись на растениях *L. digitata* возрастов 7+—9+ лет, успевают не только дорасти до зрелости, произвести выброс большого количества спор, но также и естественным образом отмереть. Таким образом, в местах, где сосуществуют два вида *Laminaria*, эпифитирующие растения *L. saccharina* не всегда выпадают из жизни локальной популяции.

Размерная структура популяции *L. saccharina* аналогична размерной структуре популяции *L. digitata*: также преобладают растения мелких размеров и в то же время всегда представлены группы растений более крупных размеров, самые крупные особи могут достигать более 5 м общей длины (рис. 4). Плотность поселения пологовых растений *L. saccharina* в различные годы составляет от 6.7 до 13.4 экз./м² (табл. 2).

Таким образом, многолетние наблюдения за фитоценозом Laminaria digitata + L. saccharina — Odonthalia dentata + Phycodrys rubens показали, что наиболее консервативным остается физиономический облик сообщества и состав характерных видов. Помимо 2 доминантов — *Laminaria digitata* и *L. saccharina* — облик сообщества формируют многолетние виды *Desmarestia aculeata*, *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Coccotylus truncatus*, *Euthora cristata*, *Ptilota plumosa*, *Ahnfeltia plicata*, *Polysiphonia arctica*, *Rhodomela confervoides* и

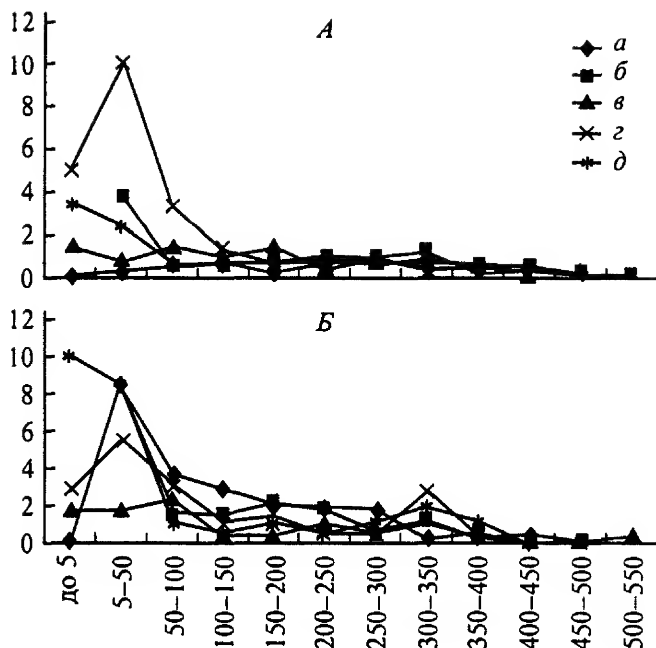


Рис. 4. Размерная структура популяций *Laminaria digitata* (*А*) и *L. saccharina* (*Б*) в фитоценозе.
Годы наблюдений: *а* — 1994, *б* — 1995, *в* — 1996, *г* — 1997, *д* — 1998. По осям абсцисс — размерные группы, см; по осям ординат — плотность поселения, экз./м^2.

однолетние и сезонные формы — *Ulvaria obscura*, *Chaetomorpha melagonium*, эктокарповые, *Pantoneura baerii*, *Scagelia pylaisaei*, *Porhyra abyssicola*, *Audouinella efflorescens*. Всегда присутствует ярус многолетних корковых водорослей (хотя они не всегда были зарегистрированы коллекторами по техническим причинам). Характерны такие эпифиты черешков ламинариевых водорослей, как *Palmaria palmata*, *Laminariocolax tomentosoides*, *Audouinella efflorescens*, виды родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. На старых пластинах *Laminaria saccharina* обычно растут эпифит *Litosiphon filiformis* и эндофит *Gononema aecidioides*. По краям лопастей старых растений *Laminaria digitata* эпифитирует *Stictyosiphon curta*.

Наиболее подвержены межгодовым колебаниям количественные характеристики сообщества. Вариации общего числа видов и видовой насыщенности можно объяснить как естественными причинами, так и неизбежной погрешностью при отборе проб. Тем не менее можно считать, что сообщество включает около 20—30 видов

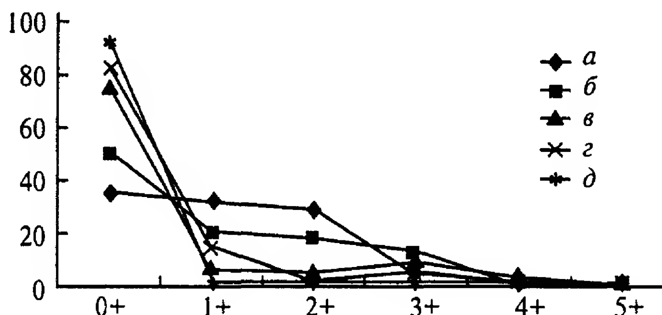


Рис. 5. Возрастная структура популяции *Laminaria saccharina* в фитоценозе.
Годы наблюдений: *а* — 1994, *б* — 1995, *в* — 1996, *г* — 1997, *д* — 1998. По оси абсцисс — возраст, годы; по оси ординат — доля, %

макроводорослей, видовая насыщенность составляет 10—15 видов/м². Биомасса сообщества, как и биомасса доминантов, год от года изменяется незначительно, зато биомасса сопутствующих видов может изменяться в несколько раз, а иногда и в несколько десятков раз.

ИВР благодаря бидоминантности данного сообщества в разные годы составляет величины, близкие к единице. Однако мы считаем, что этого общего для всего сообщества показателя недостаточно, поскольку затушевывается роль многих характерных видов, имеющих значительно меньшую биомассу по сравнению с биомассой ламинариевых. С целью наилучшего понимания структуры сообщества и изменений, происходящих на уровне субдоминантов, редких и случайных видов, мы сочли нужным использовать *ИВР* различных ярусов. *ИВР* 1-го яруса, как и *ИВР* всего фитоценоза, составляет величину, близкую к единице. *ИВР* 2-го яруса всегда выше и обычно составляет величину от 1 до 2 и более. Это обусловлено тем, что данная группировка всегда полидоминантна и содержит от 3 до 8 видов, имеющих значимую биомассу. Группировка эпифитов также богата видами, как и 2-й ярус, но при этом *ИВР* эпифитов обычно невысокий благодаря моно- или олигодоминантности синузии. Эпифиты, имеющие большие биомассы, являются факультативными эпифитами; и, следовательно, в качественном и количественном составе синузии эпифитов есть большой элемент случайности, что отражается в значительных вариациях *ИВР*. Но в то же время эпифиты присутствуют в сообществе всегда, поскольку в нем всегда имеется большое количество видов с многолетними талломами, которые и подвергаются обрастанию.

Для доминантов фитоценоза — *Laminaria digitata* и *L. saccharina* — характерно устойчивое сосуществование. Один вид доминирует по биомассе, другой — по плотности поселения. Обе популяции ежегодно содержат растения всех возрастных групп, характерных для беломорских ламинарий, что обеспечивает их многолетнюю стабильность. Кроме того, нами отмечен факт положительного межвидового взаимодействия. Черешки зрелых и старых растений *L. digitata* предоставляют дополнительную экологическую нишу для *L. saccharina.*

Полученные результаты показывают, что межгодовые изменения в климаксном фитоценозе незначительны, они не отражаются на его структуре и, следовательно, свидетельствуют о стабильности фитоценоза во времени.

В настоящее время нельзя с точностью утверждать, что именно определяет многолетнюю динамику в развитии бентоса. Указывается, например, что межгодовые колебания в развитии сообществ водорослей связаны с межгодовыми изменениями температуры, имеющими характер чередования «теплых» и «холодных» лет (Возжинская, 1996). Но гидрометеоусловия определяются не только температурой, а целым комплексом факторов, каждый из которых действует на биоту как сам по себе, так и в различных комбинациях с другими факторами. Поэтому в полевых условиях далеко не всегда можно проследить, как каждый из факторов влияет на состояние сообщества, и установить, какой именно фактор явился основной причиной изменения в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 46 с.

Макаров В. Н. Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море // III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу: Тез. докл. (Севастополь, октябрь, 1979 г.). Киев, 1979. С. 86—87.

Макаров В. Н., Шошина Е. В. Спороношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998. С. 40—52.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Чугайнова В. А., Коренников С. П. Экологические условия марикультуры ламинарии сахаристой в Белом море // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 1. С. 57—61.

Шошина Е. В., Макаров В. Н. Макрофиты // Биологические ресурсы прибрежья Кольского полуострова. Современное состояние и рациональное использование. Апатиты, 1995. С. 74—82.
Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.

Северное отделение
Полярного научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича
Архангельск

Получено 1 XII 1999

SUMMARY

During the period of 1994—1998 the Laminaria digitata + L. saccharina — Odonthalia dentata + Phycodrys rubens phytocoenosis located at the depth of 6—7 m in the region of the Solovetskiye Islands was investigated. The ranges of interannual fluctuations of 10 characteristics of the phytocoenosis are determined, including the species composition, the number of species, species richness, value of the total biomass and those of isolated species, indexes of species diversity of the whole phytocoenosis and its components, density and size-age stucture of kept populations. It is found that the interannual changes in the studied climax phytocoenosis are minute, which testifies to the stability of the phytocoenosis in time.

УДК 581.526.3(285.2)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© **М. Г. Азовский**

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ГИДРОФИТОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

M. G. AZOVSKY. ADDITION TO THE FLORA OF HYDROPHYTES OF THE BAIKAL LAKE

На основании гербарных образцов и литературных сведений приведены 34 вида высших водных растений, уточняющие состав флоры гидрофитов оз. Байкал. Для каждого растения указывается глубина произрастания в озере, сообщаются данные о его распространении в пределах Байкала. С учетом ранее опубликованных сведений в настоящее время на открытых побережьях, в заливах, губах, бухтах, в устьях рек, впадающих в Байкал, в водоемах прибрежно-соровой зоны озера установлено 79 видов и 1 разновидность из 27 семейств. Флора Байкала представлена мохообразными — 15 видов и 1 разновидность, плаунообразными — 1 и цветковыми растениями — 63 вида.

Ключевые слова: оз. Байкал, флора, высшие водные растения, гидрофиты.

За период, прошедший после опубликования списка гидрофитов оз. Байкал (Азовский и др., 1983), в прибрежно-соровой зоне Байкала[1] и в устьях рек, впадающих в него, автором и другими ботаниками были обнаружены новые для озера растения. Новинки для Байкала были выявлены нами также после критического просмотра байкальских гербарных образцов из родов *Batrachium* и *Myriophyllum* (в понимании С. А. Тимохиной (1993) и Н. В. Власовой (1996)). На основе этих материалов и ряда литературных источников (Мейер, 1930; Дягилев, 1936; Бардунов, 1961, 1969; Попов, Бусик, 1966; Егорова, Сипливинский, 1970; Коряков и др., 1977; Гранина, 1981, 1992; Кашина, 1988; Ханминчун, 1988; Волобаев, 1991; Иванова, 1991; Флора..., 1991; Иванова, Азовский, 1998; Азовский и др., 1999) составлен список 34 видов высших водных растений озера, которые не приводились для него в первом сообщении (Азовский и др., 1983). Под высшими водными растениями мы

[1] Под прибрежно-соровой зоной мы понимаем отдельные районы побережья, на которых в результате экзогеодинамических процессов появились полностью отчлененные от Байкала или связанные с ним небольшими протоками изолированные участки озера. Нами учитывалась только флора последних, имеющих водный обмен с Байкалом.

понимаем только гидрофиты (погруженные в воду и плавающие или с плавающими листьями мохообразные, плаунообразные, покрытосеменные растения). Некоторые мхи и цветковые растения обладают широкой экологической амплитудой. Они кроме наземных форм в определенных условиях способны образовывать и водные формы с плавающими или погруженными листьями. Такие растения давно для Байкала были известны, но до настоящего времени большинство их не указывалось нами среди гидрофитов озера. В данной работе они включены в состав флоры гидрофитов оз. Байкал.

При изложении материала мы придерживались общепринятого подразделения по морфологическим признакам рельефа впадины оз. Байкал на 3 котловины. Южная котловина (Южн. Байкал) простирается от юго-западной оконечности озера в районе с. Култук до створа от впадения р. Бугульдейки (западный берег) до Средней протоки дельты р. Селенги (восточный берег). Средняя, или Центральная, котловина (Ср. Байкал) отделена от Южной Бугульдейским поднятием, а от Северной котловины — Академическим хребтом. Условно границу по наземным ориентирам здесь можно провести от мыса Арул (западное побережье) на мыс Хобой (о-в Ольхон), далее на Ушканьи о-ва, мыс Орлова и от Верхнего Изголовья п-ова Святой Нос до устья р. Бол. Чивыркуй (восточное побережье). Северная котловина (Сев. Байкал) занимает территорию от вышеупомянутого створа до северной оконечности озера (Лоция..., 1908).

Семейства мхов расположены в списке в алфавитном порядке, семейства покрытосеменных растений — по системе Энглера, а роды и виды — в алфавитном порядке. Наименования мхов даны по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992), сосудистых растений — по С. К. Черепанову (1995). Указываются глубина произрастания в озере, данные о распространении и встречаемости в пределах Байкала.

Amblystegiaceae

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. На глубине до 2 м. Южн. Байкал: Посольский сор; Сев. Байкал: Верхнеангарский сор (Гранина, 1992). Редко.

C. richardsonii (Mitt.) Kindb. Сев. Байкал: устье р. Шангнанды (Бардунов, 1961). Очень редко.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: Посольский сор; Ср. Байкал: Чивыркуйский залив — бухта Змеиная, губа Горячая у мыса Котельниковский (Бардунов, 1961). Редко.

D. sendtneri (Schimp. ex C. Muell.) Warnst. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: Посольский сор; Ср. Байкал: залив Мухор. Редко.

Hygrohypnum ochraceum (Turn. ex Wils.) Loeske. На глубине до 0.3 м. Ср. Байкал: залив Мухор — устье р. Кучелги; Сев. Байкал: мысы Саган-Марян, Коврижка, бухты Солонцовая, Заворотная (Бардунов, 1961). Редко.

Warnstorfia exannulata (Guemb.) Loeske (*Drepanocladus exannulatus* (Guemb.) Warnst.). На глубине до 2 м. Южн. Байкал: Посольский сор; Ср. Байкал: заливы Провал, Мухор; Сев. Байкал: мысы Покойники, Коврижка, устье р. Шангнанды, губа Слюдянка, Дагарское устье р. Верх. Ангары (Бардунов, 1961). Изредка.

W. fluitans (Hedw.) Loeske (= *D. fluitans* (Hedw.) Warnst.). На глубине до 0.5 м. Сев. Байкал: устья рек Большой Речки и Шангнанды (Бардунов, 1961). Редко.

Fontinalaceae

Fontinalis hypnoides Hartm. На глубине до 30 м. Ср. Байкал: пролив Малое Море. Очень редко.

Meesiaceae

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. Образует сплавины в прибрежной части. Сев. Байкал: устье р. Шангнанды, мыс Коврижка (Бардунов, 1961). Редко.

Ricciaceae

Riccia fluitans L. В закрытых от волнения местах в толще воды. Ср. Байкал: залив Мухор — устье р. Кучелги. Очень редко.

Ricciocarpus natans (L.) Corda. В закрытых от волнения местах на поверхности воды. Южн. Байкал: Посольский сор; Ср. Байкал: заливы Усть-Анга, Мухор — устье р. Кучелги. Редко.

Sparganiaceae

Sparganium angustifolium Michx. (*S. affine* Schnizl.). В лужах по берегу озерка. Сев. Байкал: бухта Малая Коса (Егорова, Сипливинский, 1970). Очень редко.

S. emersum Rehm. На глубине до 1 м. Заливы, губы, бухты Байкала, устья рек, впадающих в озеро. Обычен.

S. glomeratum Laest. ex Beurl. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: ст. Танхой (Попов, Бусик, 1966); Ср. Байкал: Баргузинский залив — перешеек п-ова Святой Нос (Флора..., 1991); Сев. Байкал: мыс Котельниковский, дельта р. Верх. Ангары. Редко.

S. hyperboreum Laest. ex Beurl. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги; Ср. Байкал: Чивыркуйский залив; Сев. Байкал: у с. Байкальск (Попов, Бусик, 1966). Редко.

S. minimum Wallr. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: Посольский сор; Ср. Байкал: Баргузинский залив — перешеек п-ова Святой Нос (Флора..., 1991); Сев. Байкал: дельта р. Верх. Ангары (Гранина, 1992), бухта Сосновка. Редко.

Potamogetonaceae

Potamogeton berchtoldii Fieb. На глубине до 2 м. Ср. Байкал: залив Мухор; Сев. Байкал: губа Богучанская, устье р. Фролихи. Редко.

P. crispus L. На глубине до 1 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги; Ср. Байкал: протока из оз. Рангатуй в Байкал (Дягилев, 1936), оз. Загли-Нур на о-ве Ольхон (Иванова, Азовский, 1998); Сев. Байкал: губа Хакусы — устье ручья (Коряков и др., 1977). Редко.

P. macrocarpus Dobroch. Южн. Байкал: дельта р. Селенги (Кашина, 1988). Очень редко.

P. obtusifolius Mert. et Koch. На глубине до 2 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги (Гранина, 1981); Сев. Байкал: Верхнеангарский сор (Гранина, 1992). Редко.

Najadaceae

Najas marina L. Сев. Байкал: устье р. Верх. Ангары (Ханминчун, 1988). Очень редко.

Butomaceae

Butomus junceus Turcz. На глубине до 3 м. Южн. Байкал: устье реки Голоустной; Ср. Байкал: заливы Усть-Анга, Мухор, Сарма; Сев. Байкал: Верхнеангарский сор. Изредка.

Lemnaceae

Spirodela polyrhiza (L.) *Schleiden*. На поверхности воды в закрытых от волнения местах. Южн. Байкал: дельта р. Селенги (Гранина, 1981); Ср. Байкал: устье р. Баргузин, заливы Провал, Чивыркуйский; Сев. Байкал: устье р. Кичеры. Редко.

Portulacaceae

Montia fontana L. На влажных местах и на глубине до 0.2 м. Южн. Байкал: Посольский сор (Иванова, 1991), устье р. Мишихи; Ср. Байкал: устье ручья у пос. Горячинск (Азовский и др., 1999). Редко.

Ranunculaceae

Batrachium divaricatum (Schrank) Schur. На глубине до 30 м. Южн. Байкал: Посольский сор (Мейер, 1930), дельта р. Селенги; Ср. Байкал: пролив Малое Море, заливы Усть-Анга, Мухор, Сарма, Курма, Чивыркуйский; Сев. Байкал: дельта р. Верх. Ангары, мыс Мужинай, губа Томпуда. Обычен.

B. eradicatum (Laest.) Fries. На глубине до 0.5 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги; Ср. Байкал: заливы Мухор, Сарма, Чивыркуйский, устье р. Баргузин, оз. Загли-Нур на о-ве Ольхон; Сев. Байкал: бухта Малая Коса (Егорова, Сипливинский, 1970). Изредка.

B. kauffmannii (Clerc) V. Krecz. На глубине до 6 м. Южн. Байкал: ст. Слюдянка, Посольский сор; Ср. Байкал: залив Чивыркуйский; Сев. Байкал: губа Болсодей, у мыса Валукан, устье р. Амнундакан. Редко.

Ranunculus gmelinii DC. На глубине до 0.2 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги, ст. Мысовая; Ср. Байкал: устье р. Баргузин; Сев. Байкал: мыс Котельниковский, губа Онокочанская, Верхнеангарский сор. Изредка.

R. natans C. A. Mey. Ср. Байкал: д. Сарма — ручей, впадающий в Байкал (Попов, Бусик, 1966). Очень редко.

Thacla natans (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják. На влажных местах и на глубине до 0.3 м. Южн. Байкал: дельта р. Селенги (Гранина, 1981), устья рек Мишихи, Голоустной; Ср. Байкал: залив Мухор, устье р. Баргузин; Сев. Байкал: устье р. Верх. Ангары. Изредка.

Elatinaceae

Elatine orthosperma Dueben. Южн. Байкал: дельта р. Селенги (Волобаев, 1991). Очень редко.

E. triandra Schkuhr. На глубине до 0.2 м. Сев. Байкал: устье р. Кичеры (Волобаев, 1991). Ранее ошибочно был приведен как *E. hydropiper* (Азовский, 1981). Очень редко.

Haloragaceae

Myriophyllum sibiricum Kom. На глубине до 6 м, хотя, вероятно, встречается и глубже. Южн. Байкал: дельта р. Селенги; Ср. Байкал: оз. Ханхой на о-ве Ольхон, заливы Усть-Анга, Сарма, Курма, Баргузинский; Сев. Байкал: мыс Мужинай, бухта Заворотная. Изредка.

Scrophulariaceae

Limosella aquatica L. На влажных местах и на глубине до 0.2 м. Южн. Байкал: устье р. Голоустной; Ср. Байкал: устье р. Баргузин; Сев. Байкал: бухта Малая Коса (Егорова, Сипливинский, 1970). Редко.

Ранее для Байкала указывалось 47 видов гидрофитов (Азовский и др., 1983). Вышеприведенный список включает еще 34 вида. Таким образом, в настоящее время во флоре оз. Байкал насчитывается 79 видов и 1 разновидность высших водных растений, принадлежащих к 39 родам и 27 семействам.[2] Среди них мохообразных

---

[2] Из состава флоры гидрофитов оз. Байкал мы исключаем *Eleocharis acicularis*. Хотя он часто встречается в воде, но все же по своим анатомо-морфологическим признакам стоит гораздо ближе к гигрофитам, чем к гидрофитам. Бывший ранее самостоятельным видом мох *Fontinalis nitida* Lindb. et H. Arn. сейчас рассматривается как разновидность *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei* (Schimpr.) Husn.

растений — 15 видов и 1 разновидность, плаунообразных — 1 и цветковых — 63 вида. По видовому составу доминируют семейства *Potamogetonaceae* (17 видов), *Amblystegiaceae* (10), *Ranunculaceae* (9), *Sparganiaceae* (6 видов). 4 семейства (*Lemnaceae*, *Elatinaceae*, *Haloragaceae*, *Lentibulariaceae*) представлены 3 видами каждое. В сем. *Fontinalaceae* отмечено 2 вида и 1 разновидность. В 5 семействах (*Ricciaceae*, *Najadaceae*, *Butomaceae*, *Nymphaeaceae*, *Callitrichaceae*) зарегистрировано по 2 вида. 13 семейств (*Meesiaceae*, *Isoëtaceae*, *Zannichelliaceae*, *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Polygonaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Portulacaceae*, *Brassicaceae*, *Crassulaceae*, *Hippuridaceae*, *Menyanthaceae*, *Scrophulariaceae*) содержат по 1 виду.

Флора гидрофитов оз. Байкал состоит из многолетних растений (69 видов), типично однолетних (5) и растений с однолетним, а иногда и с двулетним циклом развития (6 видов).

По эколого-биологическим формам гидрофиты оз. Байкал распределяются следующим образом: погруженных укореняющихся (прикрепленных) растений — 56 видов, погруженных укореняющихся растений с плавающими листьями — 15, неукореняющихся плавающих в толще воды — 6, неукореняющихся плавающих на поверхности воды — 3 вида.

В озере высшие водные растения отмечены в следующих экотопах: открытые побережья Байкала; обособленные участки от основной акватории озера (заливы, губы, бухты); приустьевые участки рек, включая нижние части дельты Селенги, Верхней Ангары; мелководные соры и прибрежные водоемы, связанные протоками с Байкалом.

Открытые побережья Байкала. Из-за низкой температуры воды, сильного волнения и преобладания каменистых грунтов в литоральной зоне растения встречаются единично, в основном на глубине до 5 м. Иногда они могут быть и на более значительных глубинах. Так, в проливе Малое Море на 30-метровой глубине зимой были обнаружены *Fontinalis hypnoides*, *Leptodictyum riparium*, *Potamogeton maackianus*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Batrachium divaricatum*, *Myriophyllum spicatum*.

Обособленные участки от основной акватории озера (заливы, губы, бухты). В этих местах волнение Байкала сказывается в меньшей степени или в зависимости от направления ветра почти отсутствует. Распространены разнообразные грунты. Температура воды в летний период обычно несколько выше, а флора богаче, чем на открытых побережьях Байкала.

Приустьевые участки рек, включая нижние части дельты Селенги, Верхней Ангары. Здесь в мелководных районах, расположенных перед впадением рек в Байкал, распространены преимущественно песчаные грунты и проявляется влияние речных вод. Видовой состав весьма разнообразен, прежде всего это касается дельты рек Селенги и Верхней Ангары. Именно тут отмечены 3 вида повойничка, тиллея, наяда морская, полушник.

Прибрежно-соровая зона (мелководные соры и прибрежные водоемы, связанные протоками с Байкалом). Это практически изолированные от влияния Байкала участки воды. Встречаются в основном мезотрофные и евтрофные водоемы с илистыми или с песчано-илистыми грунтами. Вода в них хорошо прогревается в летний период. Флора достаточно богата.

Во флоре гидрофитов оз. Байкал преобладают голарктические (40 видов), космополитные или почти космополитные (23) и евразиатские (8 видов) растения. Остальные присущи азиатскому, евросибирско-дальневосточному (по 3 вида), евросибирскому (2) и сибирско-восточноазиатскому (1 вид) типам ареалов. Типично байкальские или сибирские элементы в озере не обнаружены. Интересно, что во флоре Байкала выявлено довольно много редких для Центральной Сибири высших водных растений. Это *Isoëtes setacea*, *Potamogeton maackianus*, *P. macrocarpus*, *Caulinia flexilis*, *Najas marina*, *Subularia aquatica*, *Tillaea aquatica*, *Elatine hydropiper*, *E. orthosperma*, *E. triandra*.

В заключение отметим, что, несмотря на довольно богатый видовой состав флоры Байкала, на открытых побережьях озера высшие водные растения редко встречаются. Они приурочены к закрытым от волнения заливам, губам, бухтам, сорам и к приустьевым участкам некоторых рек, особенно Селенги и Верхней Ангары. Основная часть их произрастает в литоральной зоне на песчаных грунтах. В отличие от флоры низших донных растений Байкала, где преобладают эндемики, флора высших водных представлена широко распространенными растениями.

Автор глубоко благодарен проф. Л. В. Бардунову и С. Г. Казановскому (Сибирский институт физиологии и биохимии растений РАН) за определение мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1218—1220.

Азовский М. Г., Паутова В. Н., Ижболдина Л. А. К флоре гидрофитов озера Байкал // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1392—1397.

Азовский М. Г., Иванова М. М., Казановский С. Г., Киселева А. А. Флористические находки в Иркутской области и Бурятии // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 127—133.

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала // Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол. М., 1961. Вып. 42. 120 с.

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., 1969. 332 с.

Власова Н. В. Семейство *Haloragaceae* — Сланоягодниковые // Флора Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae.* Новосибирск, 1996. С. 121—122.

Волобаев П. А. Новые и редкие для флоры Сибири виды высших водных растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 616—618.

Гранина Г. Т. Цветковая растительность мелководных озер, проток и соров дельты р. Селенги // Экология растительности дельты реки Селенги. Новосибирск, 1981. С. 73—92.

Гранина Г. Т. Геоботанический анализ растительности // Растительность речных экосистем Северного Прибайкалья. Новосибирск, 1992. С. 10—87.

Дягилев В. Ф. К характеристике растительности полуострова Святой Нос, острова Большой Ушканий на оз. Байкал и оз. Рангатуй // Изв. О-ва изучения Вост.-Сиб. края. 1936. Т. 1 (56). С. 180—215.

Егорова Т. В., Сипливинский В. Н. Флористические находки в Северо-Западном Прибайкалье // Новости сист. высш. раст. Л., 1970. Т. 6. С. 223—254.

Иванова М. М. Находки во флоре Прибайкалья и Южного Забайкалья // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1007—1016.

Иванова М. М., Азовский М. Г. Флористические находки в Бурятии и Иркутской области // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 119—124.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1. № 1-2. С. 1—85.

Кашина Л. И. Семейство *Potamogetonaceae* — Рдестовые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* Новосибирск, 1988. С. 93—105.

Коряков Е. А., Глазунов И. В., Вилисова И. К. Прибрежные озера Байкала до его зарегулирования // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск, 1977. С. 4—44.

Лоция и физико-географический очерк Байкала. СПб., 1908. 443 с.

Мейер К. И. Введение во флору водорослей озера Байкал // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1930. Т. 39. Вып. 3-4. С. 179—396.

Попов М. Г., Бусик В. В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., 1966. 216 с.

Тимохина С. А. Batrachium (DC.) S. F. Gray — Шелковник (водяной лютик) // Флора Сибири. *Portulacaceae — Ranunculaceae.* Новосибирск, 1993. С. 161—165.

Флора Забайкальского природного национального парка. Улан-Удэ, 1991. 138 с.

Ханминчун В. М. Семейство *Najadaceae* — Наядовые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* Новосибирск, 1988. С. 108—110.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Институт геохимии им. А. П. Виноградова СО РАН
Иркутск

Получено 24 XII 1998

SUMMARY

Based on herbarium material and literature data, 34 species of higher water plants are added to the hydrophyte flora of the Baikal lake. The distribution and depth of growth is indicated for each species. At present the Baikal flora of hydrophyte numbers 15 species of bryophytes, one species of lycopods and 63 species of flowering plants.

УДК 575.222.72 : 582.594.4

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© М. С. Князев, П. В. Куликов, О. И. Князева, В. Л. Семериков

О МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ЕВРАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *CYPRIPEDIUM* (*ORCHIDACEAE*) И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ *C. VENTRICOSUM*

M. S. KNYASEV, P. V. KULIKOV, O. I. KNYASEVA, V. L. SEMERIKOV. ON THE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN EURASIAN SPECIES OF *CYPRIPEDIUM* (*ORCHIDACEAE*) AND TAXONOMIC STATUS OF *C. VENTRICOSUM*

Гибридное происхождение *Cypripedium ventricosum* (*C. calceolus* × *C. macranthon*) подтверждено результатами морфометрических и генетических исследований. Преобладающее большинство особей *C. ventricosum* представляют собой гибриды первого поколения, очень редко встречаются возвратные гибриды с *C. calceolus*. Возникновению последующих поколений гибридов препятствует значительная стерильность пыльцы *C. ventricosum*.

Ключевые слова: межвидовая гибридизация, *Cypripedium*.

Для сем. *Orchidaceae* Juss. характерно активное современное видообразование, в котором существенную роль играют процессы межвидовой гибридизации. Исследование межвидовых гибридов и гибридных популяций орхидных представляет большой интерес, но идентификация гибридов по морфологическим признакам нередко бывает затруднена, в особенности при сложной структуре гибридных комплексов или в тех случаях, когда гибриды уклоняются по габитусу к одному из родительских видов. В этих случаях оказывается весьма полезным метод изоферментного анализа, успешно применявшийся при исследовании межвидовой гибридизации во многих группах растений, в том числе и орхидных (Steinbrück et al., 1986; Scacchi et al., 1990; Klier et al., 1991; Rossi et al., 1992, 1995). В данной работе этот метод наряду с морфометрическими исследованиями был применен для проверки предположения о гибридном происхождении таксона *Cypripedium ventricosum* Sw. и выявления продуктов интрогрессивной гибридизации его с одним из родительских видов (*C. calceolus* L.).

Типовая секция рода *Cypripedium* L. представлена в северной Евразии 2 видами — *C. calceolus* и *C. macranthon* Sw., а также *C. ventricosum* — таксоном с окончательно не определенным до сих пор статусом. *C. calceolus* и *C. macranthon* симпатричны на огромной территории от центра Восточноевропейской равнины до Тихого океана, сходны по эколого-фитоценотической приуроченности и нередко произрастают совместно в одних и тех же местообитаниях, где обычно встречается также *C. ventricosum*. На Среднем и Южном Урале такие совместные местообитания связаны с разреженными травяными сосновыми борами (преобладает *C. calceolus*), а в Западной Сибири, кроме того, с осоково-гипновыми болотами речных долин (преобладает *C. macranthon*). Хотя периоды цветения этих видов несколько различаются (массовое цветение *C. macranthon* совпадает с отцветанием *C. calceolus*), они значительно перекрываются, что создает возможность межвидовой гибридизации. *C. calceolus* и *C. macranthon* — диплоиды с 2n = 20, у обоих видов известны случаи анеуплоидии (2n = 21 у *C. macranthon*, 2n = 22 у *C. calceolus*), но полиплоиды не обнаружены (Tanaka, Kamemoto, 1974; Hoshi et al., 1995).

C. ventricosum был описан O. Swartz в 1800 г. одновременно с *C. macranthon*, основным различием между ними в протологе указывалось соотношение длин губы и лепестков (у *C. macranthon* губа длиннее лепестков, у *C. ventricosum* — короче). Впоследствии *C. ventricosum* обычно принимали за разновидность *C. macranthon* var. *ventricosum* (Sw.) Reichenb. f. В. Л. Комаров (1901) рассматривал *C. macranthon* и *C. ventricosum* как 2 самостоятельных викарирующих вида — соответственно евросибирский и преимущественно восточноазиатский. Однако во «Флоре СССР» и «Списке растений Гербария флоры СССР» (Невский, 1935, 1936) *C. ventricosum* был принят за простую форму, территориально не отграниченную от *C. macranthon* и не

заслуживающую ранга самостоятельного вида. В более поздних флористических работах этот таксон либо рассматривался как внутривидовой по отношению к *C. macranthon*, либо считался синонимом последнего. Однако в последние годы наметилась тенденция принимать *C. ventricosum* за самостоятельный вид (Черепанов, 1981, 1995; Cash, 1993).

Природный межвидовой гибрид *C. calceolus* × *C. macranthon* был впервые обнаружен и описан W. Barbey в 1891 г. (Mandl, 1924), а в 1896 г. повторно описан под названием *C.* ×*freynii* Karo apud Freyn (Freyn, 1896). Как в этой работе, так и впоследствии высказывалось предположение об идентичности этого гибрида и *C. ventricosum* (Rolfe, 1904 — цит. по: Невский, 1936), довольно убедительно доказанное морфометрическими исследованиями на материале из Приморья (Mandl, 1924). Однако из-за категорического отрицания этого предположения во «Флоре СССР» и «Списке растений Гербария флоры СССР» (Невский, 1935, 1936) в отечественной ботанической литературе до недавнего времени сохранялось представление о том, что *C. ventricosum* и *C. freynii* — разные таксоны, причем только второй имеет гибридное происхождение (Черепанов, 1981). Лишь в последнее время Л. В. Аверьяновым (1998) вновь приняты гибридный характер *C. ventricosum* и идентичность его с *C. freynii*.

C. ventricosum превосходит *C. calceolus* и *C. macranthon* по изменчивости формы и окраски цветка. Следствием этого явилось описание ряда таксонов, признаки которых в действительности не выходят за пределы изменчивости *C. ventricosum*: *C. manchuricum* Stapf, *C. barbeyi* G. Camus, Bergan et A. Camus, *C. krylowi* Sjuzew. Последний из них, описанный со Среднего Урала (Сюзев, 1926), имеет признаки, промежуточные между *C. ventricosum* и *C. calceolus*, и, вероятно, является возвратным гибридом. Однако, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (1996), все формы гибридов, происходящие от одних и тех же родительских таксонов, относятся к одному нототаксону.

Материал и методы

Исследования проводили в природном местообитании на Среднем Урале (близ пос. Верхняя Сысерть Сысертского р-на Свердловской обл., 56° 25′ с. ш., 60° 48′ в. д.), где все 3 исследуемых таксона произрастают совместно в травяном сосновом бору возрастом около 150 лет. Морфометрические показатели определяли для 25 признаков генеративной сферы (все размеры в мм): *1* — длина и *2* — ширина прицветного листа; *3* — длина завязи; *4* — длина цветоножки; *5* — длина и *6* — ширина верхнего листочка наружного круга околоцветника; *7* — длина и *8* — ширина бокового листочка внутреннего круга околоцветника; *9* — общая длина и *10* — длина расщепленной части нижнего листочка наружного круга околоцветника; *11* — длина, *12* — ширина и *13* — высота губы; *14* — ширина отверстия губы у ее поверхности и *15* — у нижнего края завернутой внутрь части; *16* — ширина суженной части (перетяжки) губы; *17* — ширина и *18* — длина базальной части губы (от основания до перетяжки); *19* — длина отверстия губы от перетяжки до переднего края отверстия; *20* — ширина завернутого внутрь края отверстия губы у основания и *21* — в передней части отверстия; *22* — ширина и *23* — длина стаминодия; *24* — длина тычинки; *25* — число полуоборотов спирали листочка внутреннего круга околоцветника (рис. 1). Эти данные были получены для 36 генет (клонов) *C. calceolus*, 35 — *C. ventricosum* и 27 — *C. macranthon*. Проводили измерения 3 цветков каждого клона (только нижних в случае наличия более одного цветка на генеративном побеге). Статистическую обработку морфометрических данных выполняли с помощью пакета статистических программ STATISTICA for Windows 4.3.

Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Паушева, 1988).

Изоферментный анализ проводили с использованием электрофореза в пластинках полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратном буфере. Материалом служили листья

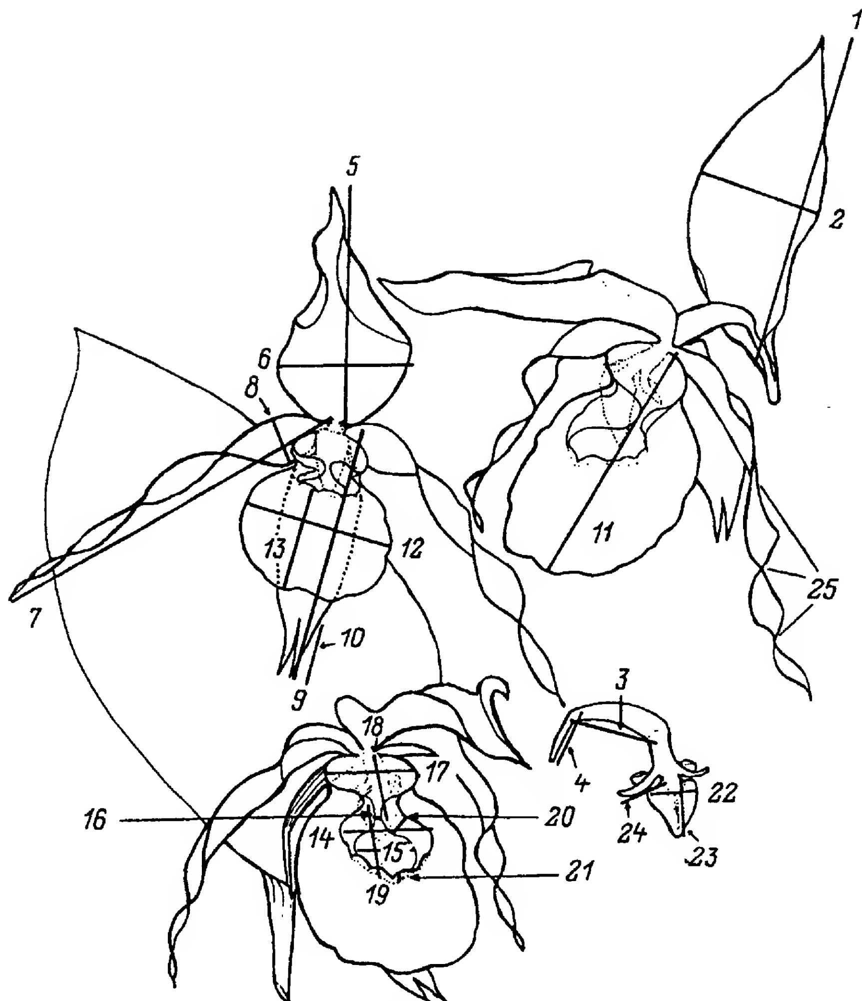


Рис. 1. Исследованные морфометрические показатели (*1—25*) цветков *Cypripedium* (схема). Объяснение в тексте.

генеративных побегов *C. macranthon*, *C. calceolus* (по 21 экземпляру), *C. ventricosum* (20 экземпляров) и предполагаемых продуктов гибридизации *C. calceolus* × *C. ventricosum* (10 экземпляров). Расстояние между исследованными экземплярами было не менее 10 м, что гарантировало принадлежность их к разным генетам (длина годичного прироста корневищ исследуемых таксонов не достигает 1 см).

Экстракцию белков (из 50 мг листовой ткани каждого экземпляра) и электрофорез проводили согласно ранее опубликованной методике (Подогас и др., 1991). Пластинки ПААГ окрашивали для выявления зон ферментативной активности в соответствии со стандартными методиками (Корочкин и др., 1977). Исследовали 11 ферментных систем: глутамат-оксалоацетат трансаминаза (GOT, EC 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназа (GDH, EC 1.4.1.2), изоцитратдегидрогеназа (IDH, EC 1.1.1.42), диафораза (DIA, EC 1.6.4.3), фосфоглюкоизомераза (PGI, EC 5.3.1.9), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6PGD, EC 1.1.1.44), шикиматдегидрогеназа (SkDH, EC 1.1.1.25), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (G6PDH, EC 1.1.1.49), фосфоглюкомутаза (PGM, EC 5.4.2.2), формиатдегидрогеназа (FDH, EC 1.2.1.2), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1). Изоферменты (т. е. ферменты с одинаковыми каталитическими свойствами, но кодиру-

емые разными генными локусами) обозначали буквами в соответствии с их подвижностью, начиная с наиболее подвижного (например, *Got-A*, *Got-B*, *Got-C*).

Результаты и их обсуждение

Хотя *C. ventricosum* сходен с *C. macranthon* по размерам и окраске цветков (рис. 2), более внимательное изучение его признаков, несомненно, свидетельствует о его промежуточном характере между *C. macranthon* и *C. calceolus*. *C. ventricosum* занимает промежуточное положение между этими видами по соотношению размеров частей цветка, скрученности внутренних листочков околоцветника, величине отверстия губы, ширине его завернутого края, форме стаминодия и размерам пыльников. Окраска его цветков в отличие от чистой розово-лиловой у *C. macranthon* всегда имеет коричневатый оттенок (как у листочков околоцветника *C. calceolus*) и гораздо сильнее изменчива. В нецветущем состоянии *C. ventricosum* более сходен с *C. calceolus*, имея короткое опушение стеблей и опушенную поверхность плодов, отклоненных от оси побега, тогда как *C. macranthon* имеет более длинно опушенные стебли и голые плоды, расположенные вертикально (их продольная ось совпадает с продолжением оси побега). По окраске семян (золотисто-коричневой) *C. ventricosum* более сходен с *C. macranthon*, чем с *C. calceolus*, имеющим темно-бурые семена. У *C. ventricosum* относительно нередко встречаются побеги с 2 цветками, крайне редкие у *C. macranthon* (их доля от общего числа генеративных побегов соответственно 1.5—7.2 и 0—0.9 %, у *C. calceolus* — 12.9—25.7 %). Таким образом, по всему комплексу признаков *C. ventricosum* занимает промежуточное положение между *C. macranthon* и *C. calceolus*.

В таблице представлены результаты статистической обработки морфометрических данных по 25 признакам цветка *C. calceolus*, *C. macranthon* и *C. ventricosum*, указывающие на наличие существенных различий между этими 3 таксонами. Проверка статистической значимости этих различий с помощью *t*-критерия Стьюдента показала, что *C. ventricosum* отличается от *C. calceolus* на 95 %-ном или более высоком уровне значимости по 22 признакам (88 %), *C. calceolus* от *C. macranthon* — также по 22, а *C. ventricosum* от *C. macranthon* — по 19 (76 %).

Использование методов многомерного статистического анализа — факторного (метод главных компонент) и пошагового линейного дискриминантного (результаты последнего представлены на рис. 3) — показало, что *C. calceolus*, *C. macranthon* и *C. ventricosum* четко различаются по морфометрическим показателям цветка, причем все экземпляры *C. ventricosum* занимают промежуточное положение между *C. calceolus* и *C. macranthon*. Таким образом, промежуточный характер морфологических признаков *C. ventricosum* подтвержден статистически.

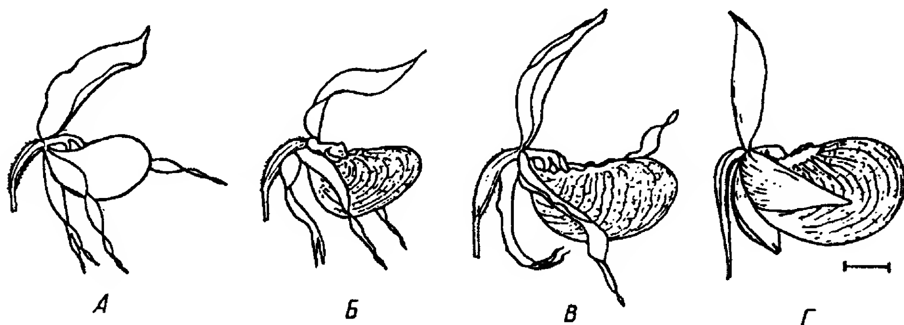


Рис. 2. Цветки видов *Cypripedium*.

А — *C. calceolus*, *Б* — *C. calceolus* × *C. ventricosum*, *В* — *C. ventricosum*, *Г* — *C. macranthon*. Масштабная линейка — 1 см.

Морфометрические показатели цветков *Cypripedium*

Признак	*C. calceolus* (n = 36)			*C. ventricosum* (n = 35)			*C. macranthon* (n = 37)			*t*		
	M	±m	min—max	M	±m	min—max	M	±m	min—max	*C—V*	*V—M*	*C—M*
1	85.2	2.5	52.0—111.0	101.5	2.7	75.7—145.7	104.4	2.4	71.3—152.5	***	—	***
2	31.1	1.4	13.3—47.3	43.3	1.5	26.7—61.3	44.8	1.5	29.5—70.0	***	—	***
3	22.2	0.4	17.0—28.7	23.3	0.6	17.3—30.3	21.9	0.5	15.5—31.5	—	—	—
4	10.5	0.7	1.0—19.0	14.3	0.7	5.0—23.7	20.2	1.0	11.3—42.0	***	***	***
5	43.6	0.8	34.0—55.3	48.9	0.9	41.0—63.0	41.9	0.7	33.0—49.0	***	***	—
6	18.6	0.4	14.0—22.3	28.5	0.5	22.3—35.7	32.1	0.5	25.3—38.5	***	***	***
7	46.6	1.0	32.0—60.0	54.5	0.9	44.0—64.7	50.1	0.7	41.3—57.0	***	***	**
8	5.2	0.1	3.3—6.3	12.0	0.3	8.0—17.7	18.9	0.4	13.5—23.7	***	***	***
9	41.6	0.9	32.7—52.3	43.0	0.9	34.0—54.3	31.6	0.5	24.0—37.0	—	***	***
10	2.9	0.3	0.7—8.0	5.8	0.8	1.0—20.3	3.0	0.2	0.7—5.5	**	**	—
11	29.6	0.5	24.0—34.0	39.4	0.7	32.0—52.3	40.5	0.6	31.3—49.0	***	—	***
12	20.4	0.4	16.0—27.7	27.8	0.6	18.7—37.0	30.0	0.6	20.7—36.3	***	*	***
13	17.3	0.2	12.7—20.7	23.0	0.3	20.3—27.7	25.0	0.4	20.5—31.3	***	***	***
14	10.1	0.2	8.0—12.3	12.5	0.2	10.0—14.7	12.0	0.2	9.7—16.0	***	—	***
15	9.0	0.2	7.3—12.3	9.1	0.2	7.0—11.3	7.0	0.2	4.3—12.0	—	***	***
16	2.5	0.2	0.7—5.3	3.1	0.2	1.3—5.0	1.8	0.2	0—6.0	*	***	*
17	8.1	0.1	6.7—10.0	12.3	0.2	10.3—15.7	15.5	0.2	13.0—17.3	***	***	***
18	7.1	0.2	5.0—10.0	8.4	0.3	5.7—12.0	11.1	0.2	7.3—13.7	***	***	***
19	18.0	0.3	15.7—21.3	19.9	0.3	15.7—23.7	19.1	0.3	15.0—22.0	***	*	**
20	5.7	0.1	3.7—7.0	8.0	0.2	5.7—10.7	10.7	0.2	7.5—13.0	***	***	***
21	0.5	0.1	0—1.0	3.2	0.1	2.0—4.7	6.3	0.2	4.3—10.3	***	***	***
22	4.4	0.1	3.0—6.7	7.0	0.1	6.0—9.7	9.7	0.2	6.3—12.0	***	***	***
23	10.9	0.1	9.0—13.0	12.0	0.2	10.0—14.7	12.0	0.1	9.0—14.0	***	—	***
24	5.4	0.2	3.0—7.3	6.7	0.1	5.0—8.0	7.3	0.1	6.3—8.0	***	***	***
25	1.1	0.7	0.5—2.0	0.5	0.5	0—1.3	0.02	0.1	0—0.3	***	***	***

Примечание. Нумерация признаков приведена в тексте. М — среднее арифметическое, ±m — его ошибка, min—max — минимальное и максимальное значение признака. *t* — значения критерия Стьюдента для попарных сравнений таксонов (*C* — *C. calceolus*, *M* — *C. macranthon*, *V* — *C. ventricosum*): * — значимые на 95 %-ном уровне; ** — значимые на 99 %-ном уровне; *** — значимые на 99.9 %-ном уровне; «—» — не значимые на 95 %-ном уровне.

В совместных местообитаниях видов *Cypripedium* на Среднем Урале наиболее высока численность *C. calceolus*, численность же *C. ventricosum* по количеству клонов (генет) сравнима с таковой *C. macranthon*, а на некоторых участках может быть и более высокой. Например, в 1996 г. на площадке 60 × 100 м число куртин, парциальных побегов, генеративных побегов и цветков *C. calceolus* составляло соответственно 117, 1008, 755 и 943; *C. ventricosum* — 7, 309, 237 и 247; *C. macranthon* — 8, 79, 41 и 41. По числу цветков в популяции *C. ventricosum* значительно превосходит *C. macranthon*, так как способность к ветвлению корневищ и размеры клонов у *C. ventricosum* больше, чем у *C. macranthon* и *C. calceolus*: среднее число генеративных побегов на куртину в среднеуральских популяциях составляет соответственно 17.1 ± 3.4, 2.1 ± 0.4 и 6.8 ± 1.5, а максимальное — 94, 22 и 35. Вызревшие плоды у *C. calceolus* образует лишь около 1—2 %, максимум 3.6 % цветков (в других типах местообитаний на Урале, в которых не встречаются 2 остальных рассматриваемых таксона, *C. calceolus* плодоносит более обильно, иногда до 50—63 %), тогда как у имеющего гораздо более низкую численность *C. macranthon* — не менее 30 % (например, в 1994 г. соответственно 0.9 и 32.8 %). У *C. ventricosum* только 0.5—2.0 % цветков образует плоды, обычно почти не содержащие семян. При искусственном опылении цветков этих 3 таксонов между собой в тех комбинациях, где использова-

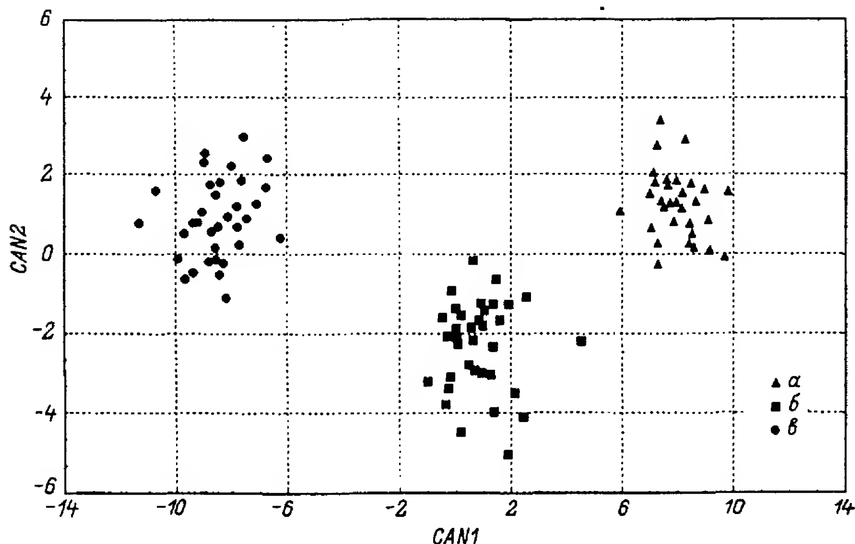


Рис. 3. Графическое представление результатов пошагового линейного дискриминантного анализа морфометрических признаков цветков *Cypripedium* (проекция исследованных образцов на плоскость первых двух канонических переменных).

Виды: *а* — *C. calceolus*, *б* — *C. ventricosum*, *в* — *C. macranthon*. По горизонтальной оси — первая каноническая переменная, по вертикальной оси — вторая.

лась пыльца *C. ventricosum*, плоды не завязывались или образовывались щуплые коробочки, почти не содержавшие семян, а при опылении цветков всех 3 таксонов пыльцой *C. calceolus* или *C. macranthon* образовывались плоды с нормальным количеством полноценных семян. Фертильность пыльцы *C. calceolus* и *C. macranthon* оказалась одинаково высокой (соответственно 62.8 ± 4.5 и 66.6 ± 3.7 %), а у *C. ventricosum* значительно пониженной и колеблющейся в широких пределах (2.1—35.2 %, в среднем 13.3 ± 3.7 %).

Среди 11 исследованных ферментных систем у 3 (SkDH, ADH, 6PGD) имелось по одной зоне ферментативной активности, у 3 (GDH, PGM, PGI) — более одной, но лишь одна была пригодна для интерпретации. У GOT имелось 3 зоны ферментативной активности, соответствующие продуктам 3 локусов — *Got-A*, *Got-B*, *Got-C*. Данные по остальным системам (IDH, DIA, G6PDH и FDH) оказались очень трудно интерпретируемыми. Таким образом, рассматривались 9 генных локусов, по которым было обнаружено всего 28 аллелей (2—6 аллелей на локус, в среднем 3.11). Оба предполагаемых родительских вида не имели общих аллелей по локусам *Got-A*, *Got-C*, *Gdh*, *Adh*, *Skdh*, *Pgi*, *Pgm*, *6Pgd* (т. е. эти аллели являются альтернативными для данной пары видов), и все исследованные экземпляры *C. ventricosum* были гетерозиготны по этим локусам (рис. 4). Следовательно, *C. ventricosum* является первичным гибридом (F_1) *C. calceolus* × *C. macranthon*. Экземпляры, являвшиеся предположительно результатами возвратных скрещиваний *C. calceolus* × *C. ventricosum* (B_1), по части исследованных локусов имели аллели, специфичные для *C. calceolus*, а по остальным — аллели, специфичные для *C. calceolus* и *C. macranthon* (т. е. были частично гомозиготны по аллелям, специфичным для *C. calceolus*), что подтверждает их происхождение в результате интрогрессивной гибридизации. Генетический полиморфизм популяции *C. calceolus* оказался существенно выше, чем у *C. macranthon*: среднее число аллелей на локус составляло 1.78 у *C. calceolus* и 1.33 у *C. macranthon*, а доля полиморфных локусов соответственно 55.56 и 22.22 %. Эти показатели генетического полиморфизма были значительно выше у *C. ventricosum* (среднее число аллелей на локус 2.46, 100 % полиморфных локусов) и у предполагаемых возвратных гибридов (соответственно 2.33 и 66.67 %). Средняя панмиктическая

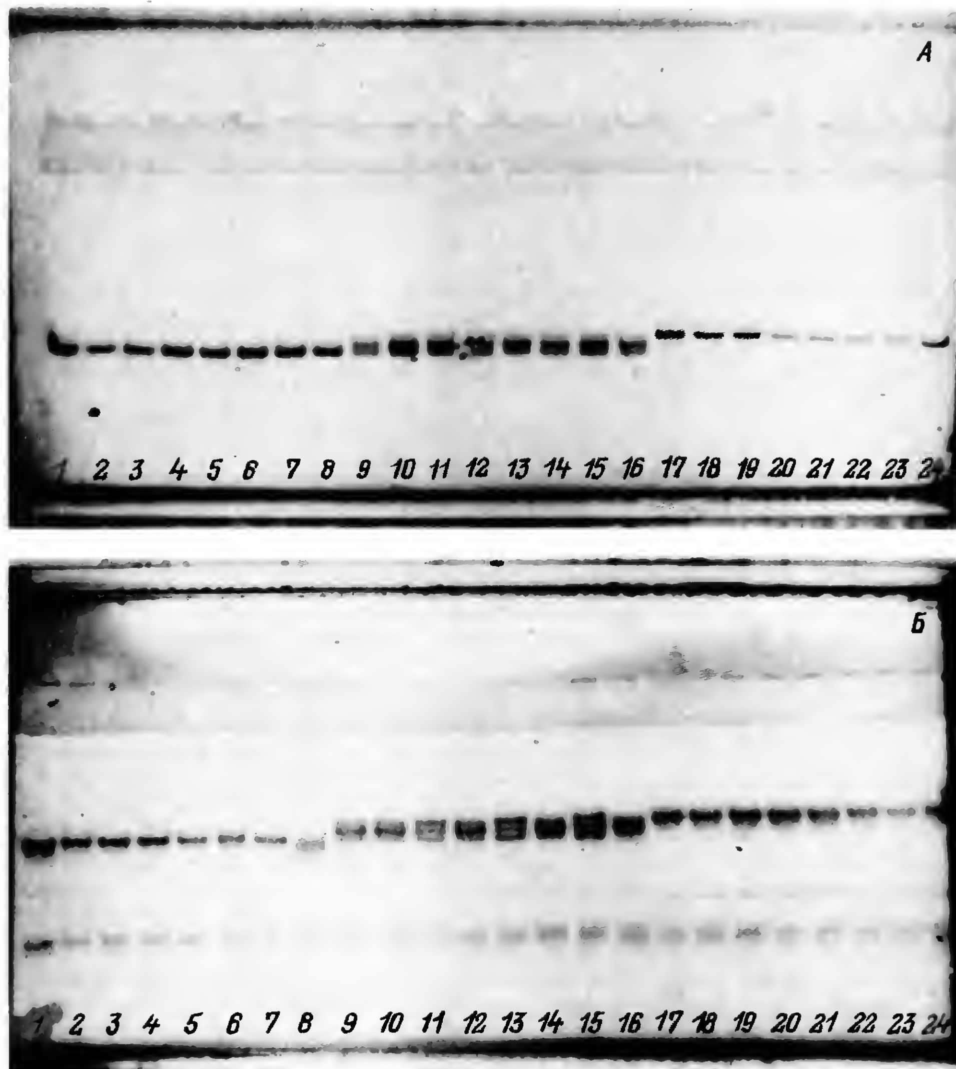


Рис. 4. Электрофореграммы *Cypripedium*.

А — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6PGD): *1—8* — *C. macranthon*, *9—16* — *C. ventricosum*, *17—24* — *C. calceolus*; *Б* — фосфоглюкоизомераза (PGI): *1—8* — *C. calceolus*, *9—16* — *C. ventricosum*, *17—24* — *C. macranthon*.

гетерозиготность составила 0.167 на локус у *C. calceolus*, 0.052 на локус у *C. macranthon*, 0.961 на локус у *C. ventricosum* и 0.489 на локус у предполагаемых возвратных гибридов.

Таким образом, результаты изоферментного анализа однозначно подтверждают гибридное происхождение *C. ventricosum*, представляющего собой скопление гибридов (hybrid swarm) *C. calceolus* × *C. macranthon*. Среди особей *C. ventricosum* абсолютно преобладают гибриды первого поколения (F_1), и лишь в наиболее многочисленных популяциях чрезвычайно редко встречаются продукты возвратных скрещиваний *C. calceolus* × *C. ventricosum* (B_1). Гибридов *C. macranthon* × *C. ventricosum* в исследованном местообитании обнаружить не удалось. По-видимому, они крайне редки, и выявление их затруднено из-за значительного сходства с *C. macranthon*. Не были найдены также представители последующих поколений гибридов (F_2 и др.); очевидно, их возникновению препятствует высокая стерильность пыльцы *C. ventrico-*

sum. В целом *C. ventricosum* практически неспособен к семенному воспроизведению без участия родительских видов. Лишь крупные размеры клонов *C. ventricosum* и их долговечность, обусловленные повышенной способностью к вегетативному размножению (вероятно, вызванной эффектом гетерозиса), создают возможность возникновения бэккроссов *C. calceolus* × *C. ventricosum*.

Случай межвидовой гибридизации *C. calceolus* × *C. macranthon* примечателен тем, что численность гибридов F_1 (*C. ventricosum*) в совместных местообитаниях сравнима с таковой менее многочисленного из родительских видов (*C. macranthon*) по количеству генет и, безусловно, превышает ее по числу цветков в популяции. Крайне ослабленное семенное воспроизведение *C. calceolus* в исследованном местообитании (и других, подобных ему на Урале) обусловлено, очевидно, недостатком опылителей, одной из причин которого может являться конкуренция с *C. macranthon*, имеющим более крупные и яркие цветки. Однако результатом обильного плодоношения *C. macranthon* является не интенсивное семенное воспроизведение (этот вид в совместных местообитаниях постоянно имеет низкую численность), а массовое образование гибридов F_1 (*C. ventricosum*). Таким образом, семенное воспроизведение обоих видов — *C. calceolus* и *C. macranthon* — при совместном произрастании ослаблено, в то время как условия этого типа местообитаний благоприятствуют массовому возникновению гибридов, дальнейшему семенному воспроизведению которых препятствует значительная стерильность пыльцы.

Хотя межвидовая гибридизация *C. calceolus* и *C. macranthon* широко распространена в северной Евразии и численность гибридных растений в совместных местообитаниях бывает весьма высока, речь здесь не идет о гибридном видообразовании, так как семенное воспроизведение гибридов блокировано из-за стерильности пыльцы, а степень интрогрессивного взаимодействия *C. calceolus* и *C. ventricosum* крайне незначительна. В последнее время высказано предположение, что азиатские гибриды *Cypripedium* (т. е. *C. ventricosum*) имеют отношение к возникновению североамериканских видов, близкородственных *C. calceolus* (прежде всего *C. pubescens* Willd.) (Sheviak, 1996). Действительно, древняя гибридизация *C. calceolus* с азиатскими видами из родства *C. macranthon* могла участвовать в образовании североамериканского комплекса *C.* aggr. *parviflorum* Salisb., однако сходство представителей последнего с современным гибридом *C.* × *ventricosum* (в особенности с продуктами возвратных скрещиваний *C. calceolus* × *C. ventricosum*) (Sheviak, 1996), по нашему мнению, является поверхностным и не свидетельствует об их прямом родстве.

Заключение

C. ventricosum является межвидовым гибридом *C. calceolus* × *C. macranthon*, что подтверждено результатами биостатистических исследований и изоферментного анализа. Среди особей *C. ventricosum* абсолютно преобладают гибриды первого поколения (F_1), имеется также крайне незначительная доля бэккроссов *C. calceolus* × *C. ventricosum* (B_1). Семенному воспроизведению *C. ventricosum* препятствует высокая стерильность пыльцы. Семенное воспроизведение *C. calceolus* и *C. macranthon* в местах их совместного произрастания ослаблено, а следствием обильного плодоношения *C. macranthon* является массовое образование гибридов F_1 (*C. ventricosum*) вследствие опыления пыльцой *C. calceolus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Гибридные комплексы венериных башмачков (*Cypripedium*, *Orchidaceae*) на территории России // Тез. докл. II (X) съезда Рус. бот. о-ва (Санкт-Петербург, 26—29 мая 1998 г.). СПб., 1998. Т. 2. С. 154.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 1 // Acta Horti Petropolitani. 1901. Т. 20. С. 1—559.

Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М. 1977. 275 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый XV Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Невский С. А. Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589—730.

Невский С. А. *Cypripedium macranthon* Sw. N 3052a, b // Список растений Гербария флоры СССР. 1936. Т. 10. Вып. 42. С. 26—27.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 271 с.

Подогас А. В., Шурхал А. В., Семериков В. Л., Ракицкая Т. А. Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 695—703.

Сюзев П. В. Орхидеи Среднего Урала // Изв. Биол. ин-та и Биол. станции Перм. гос. ун-та. 1926. Т. 4. С. 435—436.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Cash C. The slipper orchids. Portland, 1993. 228 p.

Freyn J. Plantae Karoanae Dahuricae // Österr. Bot. Zeitschr. 1896. Bd 46. S. 87—98.

Hoshi Y., Kondo K., Tanaka R., Karasawa K. A comparison of C-banding pattern in nine species of *Cypripedium* (*Orchidaceae*) // La Kromosomo. 1995. Vol. II-77. P. 2636—2645.

Klier K., Leoschke M. J., Wendel J. F. Hybridization and introgression in white and yellow Ladyslipper orchids (*Cypripedium candidum* and *C. pubescens*) // Journ. of Heredity. 1991. Vol. 82. P. 305—318.

Mandl K. Über *Cypripedium macranthos* Sw., seine Varietäten und sein natürlicher Bastard mit *C. calceolus* L. // Österr. Bot. Zeitschr. 1924. Bd 73. N 3. S. 267—271.

Rossi W., Arduino P., Cianchi R., Bullini L. A new natural hybrid in the genus *Orchis* L.: genetic data and description // Lindleyana. 1992. Vol. 7. P. 121—126.

Rossi W., Arduino P., Piemontese N., Bullini L. Genetic divergence between *Dactylorhiza romana* and *D. saccifera* (*Orchidaceae*), with description of their natural hybrid // Webbia. 1995. Vol. 50. N 1. P. 1—15.

Scacchi R., De Angelis G., Lanzara P. Allozyme variation among and within eleven *Orchis* species (*Orchidaceae*), with special reference to hybridizing aptitude // Genetica. 1990. Vol. 81. P. 143—150.

Sheviak C. J. *Cypripedium* hybrids in the Russian Far East: The red influence. 2. The hybrids and the origin of *Cypripedium parviflorum* // Orchids. 1996. Vol. 66. P. 1294—1299.

Steinbrück G., Schlegel M., Dahlström I., Röttger B. Characterization of interspecific hybrids between *Orchis mascula* and *O. pallens* (*Orchidaceae*) by enzyme electrophoresis // Pl. Syst. Evol. 1986. Vol. 153. P. 229—241.

Tanaka R., Kamemoto H. List of chromosome numbers in species of the *Orchidaceae* // The orchids: scientific studies / Ed. by C. L. Withner, New York, 1974. P. 411—483.

Ботанический сад УрО РАН
Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург

Получено 20 XI 1998

SUMMARY

The hybrid origin of *Cypripedium ventricosum* (*C. calceolus* × *C. macranthon*) is confirmed as a result of morphometric and genetic investigations. Most of the individuals of *C. ventricosum* proved to be the first-generation hybrids (F_1), backcrosses with *C. calceolus* (B_1) occur very rarely. Formation of next-generation hybrids is hindered by a considerable pollen sterility in *C. ventricosum*.

УДК 581.9 (571.651) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© В. В. Петровский, Т. В. Плиева

ОПЫТ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ КОЛЫМО-АНАДЫРСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА (ЧУКОТКА)

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. AN ATTEMPT OF THE FLORISTIC DIVISION OF THE KOLYMA-ANADYR WATERSHED (CHUKOTKA)

На основе исследования 3 региональных флор (РФ) предложен вариант флористического районирования северной и северо-восточной части водораздела рек Колымы и Анадыря. Обсуждаются особенности изученных локальных флор (ЛФ) водораздельной полосы и возможность использования имеющихся флористических различий для ограничения выделов при районировании территории.

Ключевые слова: региональная флора, локальная флора, районирование, Колыма, Анадырь.

Водораздел двух крупнейших на северо-востоке Азии рек Колымы и Анадыря в силу своего географического положения, огромной протяженности и сложности рельефа представляет немалый биогеографический интерес для специалистов разных направлений. Обширность и труднодоступность водораздельных территорий — основные факторы, объясняющие слабую изученность районов, примыкающих к линии водораздела. Тем не менее в северной части водораздела в последние десятилетия периодически проводились ботанические исследования, в том числе изучение локальных и региональных флор (Петровский, Плиева, 1986). Работа по аналогичной программе продолжается и в настоящее время. Сопоставление всех полученных материалов дает возможность оценить степень дифференциации локальных и региональных флор в полосе водораздела рек Колымы и Анадыря и на этой основе попытаться наметить территориальные выделы основных единиц флористического районирования. Авторы сочли необходимым включить в настоящее сообщение развернутую характеристику еще одного флористического района, с тем чтобы охватить максимум исследованной водораздельной территории. Топографически этот район включает полосу водораздела, охватывающую верховья рек Большой и Малый Анюй в бассейне р. Колымы и верховья рек Малый Пеледон и Средний Каемравеем в бассейне р. Анадырь. На этой территории были обследованы 2 локальные флоры «р. Малый Пеледон» (ЛФ-1) и «р. Средний Каемравеем» (ЛФ-2).

Р. Малый Пеледон и ее верхние притоки — р. Оленья и р. Перевальная — берут свое начало на водораздельном плато, располагающемся непосредственно к востоку от Пеледонского хребта и представляющем собой юго-западную оконечность Анадырского плоскогорья. Высота плато составляет 900—1000 м над ур. м., а днища долин рек, расчленяющих плато, располагаются на отметках 500—700 м над ур. м. К северу от водораздела находятся истоки р. Верхний Вургувеем, впадающей в р. Большой Анюй. Значительная часть этой территории сложена эффузивными породами кислого состава (липариты и др.). Почти вся территория безлесна, за исключением небольшого участка в южной части при слиянии р. Малый Пеледон с ее притоками — р. Оленьей и р. Перевальной, где редкостойные лиственничники неширокой полосой протянулись в нижней части южного склона долины р. Перевальной и на высокой террасе р. Малый Пеледон. Выше лиственничников местами отмечаются заросли кедровника *Pinus pumila*. На склонах и гребнях невысоких гряд преобладают щебнистые кустарничково-травяно-мохово-лишайниковые тундры с доминирующими *Salix sphenophylla, Ledum decumbens, Rhododendron parvifolium, Dryas punctata, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum* и другими кустарничками, с встречающимися в заметном обилии *Hierochloë alpina, Festuca altaica, F. brachyphylla, Kobresia myosuroides, Carex melanocarpa, C. rupestris, Valeriana capitata, Saussurea tilesii*. В верхнем поясе обычны щебнистые и пятнистые суглинистые тундры с разреженным покровом из трав и кустарничков. Здесь наиболее часто отмечаются *Selaginella sibirica, Poa glauca, P. malacantha, Festuca hyperborea, Carex lugens, Minuartia macrocarpa, M. obtusiloba, Saxifraga funstonii*. Днища долин и примыкаю-

щие к ним нижние части склонов заняты преимущественно кустарниковыми сообществами с обилием ив: *Salix alaxensis, S. anadyrensis, S. boganidensis, S. hastata, S. pulchra, S. schwerinii*. В долине р. Малый Пеледон большую площадь занимает гигантская наледь, по периферии которой отмечаются такие виды, как *Luzula unalaschkensis, Oxyria digyna, Stellaria fischeriana, Sagina intermedia, Minuartia biflora, Anemone sibirica, Ranunculus pygmaeus, Cardamine hyperborea, Draba hirta, Saxifraga cernua, Astragalus alpinus, Artemisia borealis, Nardosmia glacialis*. На древних террасах и пологих склонах в условиях ослабленного дренажа встречаются обширные участки кочкарных пушицевых тундр с *Eriophorum vaginatum* и осоковых тундр с *Carex lugens*, характерных для плакорных участков этого района.

Верховья р. Средний Каемравеем представляют собой систему ручьев, глубоко прорезающих водораздельную гряду и впадающих в русло основного истока, протекающего в каньонообразной долине, образовавшейся на месте тектонического разлома, ориентированного с севера на юг. Днище долины находится на отметке 450 м, а максимальные высоты горной гряды достигают 800 м над ур. м. Вся территория совершенно безлесна, и лишь по днищу речной долины и в устьевых частях долин притоков небольшими массивами располагаются заросли довольно высокорослых кустарниковых ив, где доминируют *Salix anadyrensis, S. alaxensis, S. krylovii*. На склонах и горных террасах преобладают кустарничково-травяно-моховые и щебнистые травяно-мохово-лишайниковые сообщества с разными доминантами, состав которых определяется главным образом степенью дренированности и экспозицией местообитаний. Почвы в большинстве случаев формируются на продуктах разрушения вулканических пород основного состава, и химизм почв соответственно находит отражение в составе местной флоры, заметно обогащенной видами, тяготеющими к субстратам, имеющим повышенное содержание катионов кальция. К северу от водораздельной линии в бассейнах р. Мочажинной и р. Старичной — левых притоков р. Большой Анюй, где кольцевые цепи сопок образуют неглубокие, но обширные котловины, отмечается аналогичная литология пород и сходные флора и растительность. Сама линия водораздела проходит на высотах 550—1000 м, где господствуют щебнистые тундры с доминированием *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*, а в полосах стока — осоково-разнотравные группировки с участками *Eriophorum triste, E. polystachion, Carex misandra, C. vaginata, C. scirpoidea, C. lugens, C. fuscidula*. Днище котловины занято в основном кочкарными кустарниковыми тундрами с *Salix anadyrensis, S. krylovii, Carex lugens, Eriophorum vaginatum*. Зонально территория может быть отнесена к южной полосе гипоарктических тундр. Соответственно в каждой из двух локальных флор и в региональной флоре в целом позиции видов гипоарктической фракции весьма существенны. Гипоарктомонтанная группа представлена следующими видами:

Woodsia ilvensis 1, 2[1]
Cystopteris dickieana 1, 2
Dryopteris fragrans 1, 2
Equisetum variegatum 1, 2
Juniperus sibirica 1
Arctagrostis arundinacea 1, 2
Agrostis kudoi 2
Calamagrostis lapponica 1, 2
Poa alpigena s. str. 2
P. glauca 1, 2
Festuca altaica 1, 2
Roegneria borealis 1, 2
Eriophorum brachyantherum 1
Carex saxatilis subsp. *laxa* 1, 2
C. scirpoidea 2
C. vaginata subsp. *quasivaginata* 1, 2
Juncus castaneus 1, 2
Luzula parviflora 2
Tofieldia pusilla 1
Salix alaxensis 1, 2
S. glauca 2
S. krylovii 1, 2
S. recurvigemmis 2
S. saxatilis 1, 2
Cerastium jenisejense 1, 2
Minuartia stricta 1

[1] Здесь и далее цифры 1 и 2 после названия вида указывают на присутствие данного таксона соответственно в ЛФ-1 («Малый Пеледон») и ЛФ-2 («Средний Каемравеем»). Номенклатура видов дана по «Арктической флоре СССР» (1964—1978) с уточнениями для некоторых видов по С. К. Черепанову (1995).

Carex eleusinoides 1, 2
C. fuscidula 1, 2
C. melanocarpa 1, 2
C. norvegica 1
Polemonium acutiflorum 1, 2
Myosotis asiatica 1, 2
Pedicularis lapponica 1, 2
Boschniakia rossica 1
Valeriana capitata 1, 2
Artemisia borealis 1
Nardosmia gmelinii 1, 2
Taraxacum ceratophorum 1
Arctous alpina 1, 2
M. verna 2
Pulsatilla dahurica 1
Dicentra peregrina 1
Arabis umbrosa 1, 2
Draba cinerea 2
D. hirta 1, 2
Spiraea beauverdiana 1
Potentilla stipularis 1, 2
Astragalus frigidus 1
Chamaenerion latifolium 1, 2
Ledum decumbens 1, 2
Andromeda polifolia 1
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus* 1, 2
V. uliginosum subsp. *microphyllum* 1, 2

Несколько менее многочисленную группу составляют гипоарктические виды:

Equisetum arvense subsp. *boreale* 1, 2
Agrostis anadyrensis 1
Calamagrostis purpurascens 1, 2
Leymus interior 1, 2
Carex lugens 1, 2
C. spaniocarpa 1
Juncus leucochlamys 1, 2
Salix anadyrensis 1, 2
S. boganidensis 1, 2
S. lanata subsp. *richardsonii* 1, 2
S. pulchra 1, 2
Betula extremiorientalis 1
Rumex arcticus 2
Polygonum tripterocarpum 1, 2
Stellaria ciliatosepala 1, 2
S. fischeriana 1, 2
Cerastium beeringianum 2
Arenaria tschuktschorum 2
Wilhelmsia physodes 1, 2
Lychnis sibirica subsp. *samojedorum* 2
Trollius membranostylis 1, 2
Aconitum productum 1, 2
Anemone richardsonii 1, 2
Ranunculus jacuticus 2
R. hyperboreus 1
Descurainia sophioides 2
Erysimum pallasii 1, 2
Cardamine pratensis subsp. *angustifolia* 1, 2
Draba juvenilis 2
D. parvisiliquosa 1, 2
Potentilla anadyrensis 1
P. anachoretica 2
P. petrovskyi 2
Astragalus kolymensis 2
Oxytropis vassilczenkoi 1, 2
Pyrola rotundifolia 1, 2
Dracocephalum palmatum 1, 2
Thymus oxyodontus 1
Artemisia kruhsiana 1, 2
Arnica iljinii 1, 2
Dianthus repens 1, 2

Виды бореальной фракции сравнительно немногочисленны. В частности, аркто-бореальная группа насчитывает 51 вид:

Botrychium lunaria 1
Equisetum scirpoides 1, 2
Selaginella sibirica 1, 2
Calamagrostis purpurea 1, 2
Helictotrichon dahuricum 1
Festuca rubra 1, 2
Sparganium hyperboreum 1
Bromus pumpellianus 1, 2
Eriophorum polystachion 1, 2
E. vaginatum 1, 2
Carex capitata 1
C. chordorrhiza 1
C. gynocrates 1, 2
C. obtusata 1, 2
Luzula multiflora subsp. *kjellmanniana* 1, 2
L. rufescens 1, 2
Ranunculus gmelinii 1, 2
Saxifraga hirculus 2
Parnassia palustris 1
Ribes triste 1, 2
Rubus arcticus 1, 2
R. chamaemorus 1, 2
Pentaphylloides fruticosa 1, 2
Potentilla arenosa 1, 2
P. crebridens subsp. *hemicryophila* 1, 2
Dryas grandis 1, 2
Rosa acicularis 1, 2
Astragalus schelichovii 1
Viola epipsiloides 1, 2
Chamaenerion angustifolium 1

L. rufescens 1, 2
Veratrum oxysepalum 1, 2
Salix fuscescens 1, 2
S. hastata 1, 2
Betula exilis 1, 2
Alnus fruticosa 1, 2
Rumex acetosella 1, 2
Stellaria crassifolia 2
Arenaria capillaris 1, 2
Moehringia lateriflora 1
Pulsatilla multifida 1, 2
Orthilia obtusata 1
Empetrum subholarcticum 1, 2
Rhododendron aureum 2
R. parvifolium 1, 2
Arctous erythrocarpa 1, 2
Androsace septentrionalis 1, 2
Pedicularis labradorica 1
Galium boreale 1, 2
Linnaea borealis 1, 2
Aster sibiricus 2
Nardosmia frigida 2

Бореальную группу составляют следующие 24 вида:

Larix cajanderi 1
Pinus pumila 1
Calamagrostis neglecta 1
Trisetum molle 1
Poa pratensis s. str. 1
P. ochotensis 2
Roegneria macroura 1, 2
Hordeum jubatum 1
Carex tenuiflora 1
Chosenia arbutifolia 1
Salix pseudopentandra 1
S. schwerinii 1, 2
Salix udensis 1
Populus suaveolens 1
Betula middendorffii 1
Ranunculus monophyllus 1
Erysimum hieracifolium 1
Chamaedaphne calyculata 1
Gentiana barbata 1
Castilleja rubra 1
Adoxa moschatellina 1
Erigeron acris 1
Tanacetum boreale 1
Artemisia leucophylla 1

В составе самой крупной — арктической фракции региональной флоры наиболее многочисленна группа арктоальпийских видов:

Hierochloë alpina 1, 2
Alopecurus alpinus subsp. *borealis* 2
Arctagrostis latifolia 1, 2
Trisetum spicatum 1, 2
Poa arctica 1, 2
P. malacantha 1, 2
P. paucispicula 2
P. pseudoabbreviata 2
Festuca auriculata 2
F. brachyphylla 1, 2
Eriophorum scheuchzeri 1, 2
Baeothryon caespitosum 1
Kobresia myosuroides 1, 2
K. simpliciuscula 2
Carex atrofusca 1, 2
C. glacialis 1
C. lachenalii 1, 2
C. misandra 1, 2
C. rupestris 1, 2
C. williamsii 1
Juncus biglumis 1, 2
J. triglumis 2
Luzula confusa 1, 2
L. unalaschkensis 2
Salix polaris 2
S. reticulata 1, 2
Oxyria digyna 1, 2
Polygonum viviparum 1, 2
Minuartia obtusiloba 1, 2
M. rubella 1, 2
Silene stenophylla 1, 2
Gastrolychnis apetala 2
Anemone sibirica 1, 2
Ranunculus sulphureus 1, 2
Thalictrum alpinum 1, 2
Eutrema edwardsii 1, 2
Cardamine bellidifolia 1, 2
Parrya nudicaulis 1, 2
Saxifraga cernua 1, 2
S. davurica 2
S. eschscholtzii 2
S. foliolosa 1, 2
S. hieracifolia 1, 2
S. nivalis 2
S. punctata 1, 2
S. tenuis 1, 2
Parnassia kotzebuei 1, 2
Potentilla nivea subsp. *mischkinii* 1, 2
Dryas punctata 1, 2
Astragalus alpinus s. str. 1, 2
Diapensia obovata 2
Gentiana algida 2
G. glauca 1, 2
G. tenella 1, 2

Pedicularis amoena 2
P. oederi 1, 2
Stellaria umbellata 2
Minuartia biflora 1, 2
M. macrocarpa 2
Antennaria villifera 1, 2
Artemisia furcata 1, 2
Senecio resedifolius 2

Совсем немного по численности ей уступает группа метаарктических видов, насчитывающая 58 таксонов:

Calamagrostis holmii 1, 2
Phippsia algida 2
Eriophorum callitrix 2
Carex holostoma 1, 2
C. aquatilis subsp. *stans* 1, 2
Luzula nivalis 1, 2
Salix phlebophylla 1, 2
S. sphenophylla 1, 2
S. tschuktschorum 1, 2
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum* 1, 2
Claytonia acutifolia 1, 2
Sagina intermedia 1, 2
Gastrolychnis affinis 1
Delphinium chamissonis 2
Ranunculus affinis 1, 2
R. nivalis 1, 2
R. pygmaeus 2
Papaver microcarpum 2
P. paucistaminum 1
Corydalis arctica 1
Cardamine microphylla 1
Draba nivalis 1, 2
Saxifraga calycina 2
S. funstonii 1, 2
S. hyperborea 1, 2
S. nelsoniana 1, 2
Potentilla hyparctica subsp. *nivicola* 2
P. uniflora 1, 2
Novosieversia glacialis 2
Oxytropis czukotica 2
O. maydelliana 2
O. mertensiana 2
O. semiglobosa 2
O. middendorffii subsp. *coerulescens* 2
Hedysarum hedysaroides subsp. *tschuktschorum* 1, 2
Cassiope ericoides 1
C. tetragona 1, 2
Androsace ochotensis 1, 2
Eritrichium tschuktschorum 2
Lagotis minor 2
Pedicularis alopecuroides 1, 2
P. capitata 2
P. hirsuta 2
P. sudetica subsp. *interioroides* 2
Erigeron humilis 2
Antennaria friesiana 1, 2
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi* 1, 2
A. glomerata 1, 2
A. tilesii 1, 2
Nardosmia glacialis 1, 2
Arnica frigida 1, 2
Senecio frigidus 2
S. tundricola 1, 2
Saussurea tilesii 1, 2
Taraxacum pseudoalaskanum 2
T. sibiricum 2
Astragalus umbellatus 2

Собственно арктические виды немногочисленны и представляют самую малую группу из 13 таксонов:

Deschampsia borealis 2
Festuca hyperborea 1, 2
F. viviparoides 2
Eriophorum triste 1
Rumex acetosa subsp. *pseudoxyria* 2
Caltha arctica 1, 2
Ranunculus samojedorum 2
Papaver detritophilum 1, 2
Cardamine hyperborea 1, 2
Draba pseudopilosa 1, 2
Chrysosplenium tetrandrum 1, 2
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica* 1, 2
Taraxacum lateritium 1, 2

Вне территории выявления локальных флор в районе обнаружено еще 11 видов: *Poa sibirica* Roshev. — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах на южных склонах сопок в бассейне р. Средний Пенвельвеем. *Luzula tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. — редко, в травяно-кустарничковых тундрах в бассейне р. Мочажинной. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — редко, на каменистых северных склонах в бассейне р. Мочажинной. *Gastrolychnis macrosperma* (A. E. Porsild.) Tolm. et Kozhan. — очень редко, на щебнистых склонах сопок в бассейне р. Мочажинной. *Ranunculus punctatus* Jurtz. — редко, в полосах обогащенного стока, в бассейне р. Мочажинной. *Draba*

Соотношение видов в географических группах локальных и региональных флор Колымо-Анадырского водораздела

Географическая группа	Локальные и региональные формы				
	р. Малый Пеледон ЛФ-1	р. Средний Каемравеем ЛФ-2	Малый Пеледон—Средний Каемравеем РФ-1	Пеледонские ворота РФ-2*	Друмлинное—Сох РФ-3*
Долготные					
Циркумполярная	93 / 40.3	83 / 34.0	111 / 35.2	100 / 31.7	106 / 34.0
Восточносибирская	33 / 14.3	27 / 11.1	41 / 13.0	39 / 12.4	32 / 10.4
Восточносибирско-западноамериканская	27 / 11.7	29 / 11.9	35 / 11.1	31 / 9.8	32 / 10.4
Евразийско-западноамериканская	13 / 5.6	19 / 7.8	21 / 6.7	18 / 5.7	19 / 6.1
Чукотско-охотская	8 / 3.5	15 / 6.1	20 / 6.4	24 / 7.6	21 / 6.7
Сибирско-западноамериканская	12 / 5.2	15 / 6.1	18 / 5.7	18 / 5.7	15 / 4.8
Чукотско-западноамериканская	9 / 3.9	16 / 6.6	17 / 5.4	23 / 7.3	20 / 6.4
Сибирско-американская	12 / 5.2	13 / 5.3	17 / 5.4	18 / 5.7	19 / 6.1
Восточносибирско-американская	13 / 5.6	12 / 4.9	15 / 4.8	12 / 3.8	13 / 4.2
Евразийская	6 / 2.6	6 / 2.6	9 / 2.9	10 / 3.2	10 / 3.2
Сибирская	4 / 1.7	5 / 2.1	7 / 2.2	10 / 3.2	9 / 2.9
Чукотско-американская	1 / 0.4	2 / 0.8	2 / 0.6	4 / 1.3	7 / 2.2
Чукотско-американоевразийская	— / —	2 / 0.8	2 / 0.6	8 / 2.6	8 / 2.6
Всего во флорах	231 / 100.0	244 / 100.0	315 / 100.0	315 / 100.0	311 / 100.0
Широтные					
Арктическая	5 / 2.2	12 / 4.9	13 / 4.1	33 / 10.5	26 / 8.4
Метаарктическая	33 / 14.3	50 / 20.5	58 / 18.4	71 / 22.5	67 / 21.5
Арктоальпийская	47 / 20.3	63 / 25.8	69 / 21.9	63 / 20.0	68 / 21.9
Гипоарктическая	29 / 12.5	33 / 13.5	40 / 12.7	26 / 8.2	31 / 10.0
Гипоаркто-монтанная	48 / 20.8	45 / 18.4	58 / 18.4	56 / 17.8	53 / 17.0

Географическая группа	Локальные и региональные формы				
	р. Малый Пеледон ЛФ-1	р. Средний Каемравеем ЛФ-2	Малый Пеледон—Средний Каемравеем РФ-1	Пеледонские ворота РФ-2*	Друмлинное—Сох РФ-3*
Арктобореальная	45.0 / 19.5	37 / 15.2	51 / 16.2	50 / 15.9	50 / 16.1
Бореальная	24 / 10.4	4 / 1.6	26 / 8.3	16 / 5.1	16 / 5.1
Всего во флорах	231 / 100.0	244 / 100.0	315 / 100.0	315 / 100.0	311 / 100.0

Примечание. Над чертой — число видов, под чертой — доля от общего числа видов флоры, %. * — данные цитируются по: Петровский, Плиева, 1986.

pauciflora R. Br. — очень редко, в полосах стока, в бассейне р. Мочажинной. *Dryas incisa* Jurtz. — обычно, на щебнистых южных склонах в бассейне р. Средний Пенвельвеем. *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem. — редко, в пятнистых травяно-кустарничковых тундрах в бассейне р. Мочажинной. *Hippuris vulgaris* L. — редко, в озерках, в пойме р. Средний Каемравеем. *Castilleja pavlovii* Rebr. — редко, на аллювии, в пойме р. Средний Каемравеем. *Potentilla pulviniformis* A. Khokhr. — очень редко, на скалах, в бассейне р. Мочажинной.

Таким образом, в составе РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» выявлено 315 видов сосудистых растений.

Изучение региональной флоры одного из районов водораздельной полосы бассейнов рек Колымы и Анадыря методом локальных флор (ЛФ) еще раз подтверждает продуктивность этого метода. Если учесть, что в процессе маршрутных работ во всем этом районе дополнительно было выявлено 11 видов сосудистых растений, эффективность метода по выявлению состава флоры оказалась чрезвычайно высока: из 315 видов региональной флоры 304 вида отмечены по крайней мере в одной из двух локальных флор. Таким образом, при инвентаризации 2 локальных флор выявлено 96.5 % всей региональной флоры. Выбор территории ЛФ оказался весьма важным для полноты выявления региональной флоры, поскольку был необходим максимально полный охват всего разнообразия типов местообитаний в разных вариантах ландшафтов. Территории ЛФ «Малый Пеледон» и ЛФ «Средний Каемравеем» не являются смежными, но включают максимум ландшафтных разностей, представленных в районе. Если на первой территории значительные пространства занимают лесотундровые ландшафты с заметной ролью бореальных сообществ, то на второй абсолютно преобладают ландшафты горных тундр с большим количеством скал, щебнистых осыпей, каменистых развалов, где большинство составляют арктические и арктоальпийские виды. Рекогносцировочные маршруты на соседние территории лишь в незначительной степени увеличили набор специфических местообитаний, где возможно нахождение редких и эндемичных видов. Поскольку удалось исследовать на большом протяжении достаточно широкую полосу по обе стороны от линии водораздела, такой подход обеспечил высокую степень выявления состава РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем». Сравнительный анализ этой РФ и включенных в нее обеих обследованных ЛФ показывает неоднородность флористической ситуации на территории исследованного района, что вполне естественно (см. таблицу).

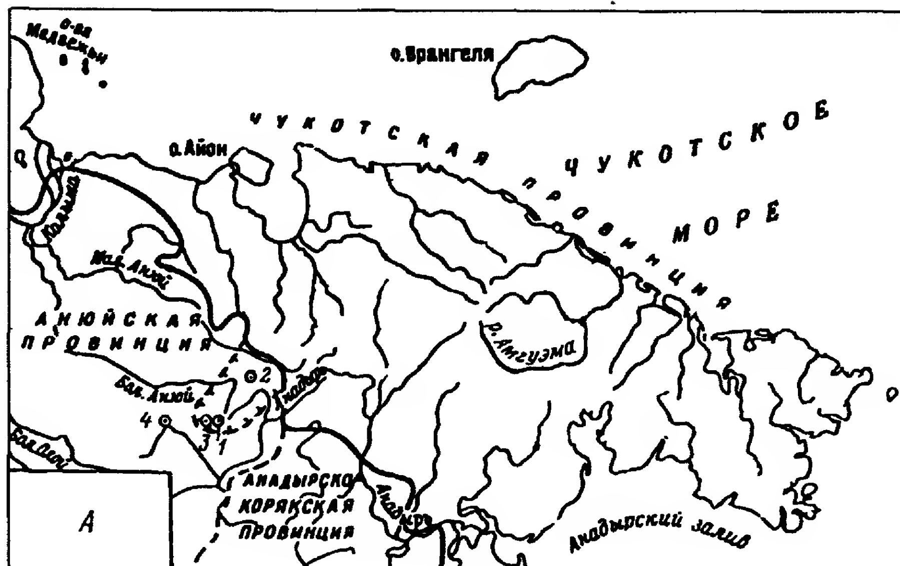
Различие в видовом составе двух ЛФ определяется прежде всего положением территории этих флор в рельефе. На сравнительно низкогорной и слабопересеченной территории ЛФ «Малый Пеледон» с широкими речными долинами и пологими

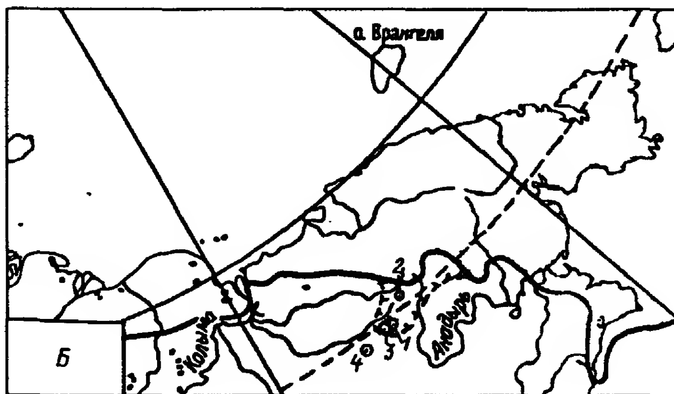
склонами сопок обычны и нередко обильны такие бореальные виды, как *Larix cajanderi, Pinus pumila, Poa pratensis, Carex chordorrhiza, Chosenia arbutifolia, Populus suaveolens, Salix udensis, Betula extremiorientalis, B. middendorffii, Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata, Tanacetum boreale, Artemisia leucophylla.* Однако все эти виды отсутствуют в ЛФ «Средний Каемравеем», где преобладает среднегорный ландшафт с узкими глубокими долинами и многочисленными снежниками. Именно такого типа местообитания заселяются арктоальпийскими видами, такими как *Alopecurus alpinus, Poa paucispicula, P. pseudoabbreviata, Carex atrofusca, C. misandra, Juncus triglumis, Salix polaris, Stellaria umbellata, Minuartia macrocarpa, Novosieversia glacialis, Senecio resedifolius.* А на щебнистых вершинах и склонах только здесь отмечаются *Festuca auriculata, Delphinium chamissonis, Papaver microcarpum, Draba cinerea, Saxifraga eschscholtzii, Potentilla anachoretica, Astragalus kolymensis, Oxytropis semiglobosa, Eritrichium tschuktschorum, Pedicularis amoena.* Несмотря на то что на территории РФ местами прослеживается северная граница древесной растительности, в частности сообществ с доминированием *Larix cajanderi, Chosenia arbutifolia* и *Salix schwerinii*, а также северные пределы сообществ, образуемых *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa*, индицирующие определенный биогеографический рубеж в зональности растительного покрова, границы ареалов отдельных видов в районе отчетливо не обнаруживаются. Можно лишь предполагать, что здесь проходит северная граница ареалов *Chosenia arbutifolia, Salix udensis, Betula middendorffii, Ranunculus monophyllus* и *Rhododendron aureum*, поскольку эти виды пока не встречены непосредственно к северу от водораздельной линии в данном районе. Однако некоторые из перечисленных выше видов известны значительно севернее, в пределах Чаунской низменности, скорее всего как реликты более теплых эпох четвертичного периода.

Подобным образом можно предположить прохождение в этом же районе северо-западных границ ареалов *Festuca viviparoidea, Cardamine microphylla, Luzula unalaschkensis* и *Cassiope ericoides*. Эти виды никак не связаны с сообществами кедрового стланика и ольховника или пойменными лесами, и, по-видимому, формирование ареалов последних видов связано с иными историческими эпохами.

Видовой состав и соотношение широтных географических элементов региональной флоры позволяет отнести ее к типу гипоарктических флор. Хотя большая часть территории РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» занята кустарниковыми и травяными тундрами, парциальные флоры древесных и кустарничковых сообществ, размещающихся на бортах и днищах долин, как правило, вкупе составляют не менее половины всей РФ. Такая ситуация очень характерна для аналогичных горных лесотундровых флор в полосе водораздела рек Колымы и Анадыря (Петровский, Плиева, 1986).

Соотношение долготных элементов и видовой состав долготных групп в РФ указывает на близость ее к РФ восточной части Анюйского нагорья, в том числе и к РФ водораздельной полосы бассейнов р. Колымы и р. Анадыря в районе перевала Пеледонские ворота (Петровский, Плиева, 1986). Сопоставляя РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» с РФ «Пеледонские ворота» (другая водораздельная территория), можно отметить значительное сходство видового состава обеих флор: 297 общих видов, что составляет 94 % от первой РФ и почти 80 % от второй РФ. Наиболее заметным отличием обсуждаемой РФ от РФ «Пеледонские ворота» является отсутствие многих видов, тяготеющих к верхнему поясу гор. Это вполне естественно, поскольку водораздельная полоса в районе перевала Пеледонские ворота и к западу от него имеет значительно бо́льшие высотные отметки, нежели на водоразделе р. Мечкерева с реками Большой и Малый Анюй. На высотах более 1000 м над ур. м. здесь встречается *Festuca brevissima, Ranunculus grayi, Draba lonchocarpa, D. stenopetala, Chrysosplenium alternifolium* subsp. *arctomontanum, Potentilla elegans, P. subvahliana, Taraxacum soczavae* и др. К западу от перевала Пеледонские ворота преобладает альпинотипный рельеф с обилием долго сохраняющихся снежников и сопутствующих им холодных водотоков, в окрестностях которых сохранились, а иногда и процветают такие арктические и монтанные виды, как *Salix arctica,*





Скорректированная линия границы между Арктической и Бореальной флористическими областями (*А* — на основе картосхемы: Юрцев, 1974, рис. 19; *Б* — на основе картосхемы: Юрцев, Толмачев, Ребристая, 1978, рис. 1).

а — граница между Арктической и Бореальной областями, *б* — уточненный участок границы, *в* — расположение локальных (*1* — «Малый Пеледон», *2* — «Средний Каемравеем») и региональных (*3* — «Пеледонские ворота», *4* — «Друмлинное—Сох») флор, *г* — границы провинций Бореальной области (на схеме *А*).

S. reptans, Silene acaulis, Trollius chartosepalus, Oxygraphis glacialis, Papaver hypsipetes, Saxifraga caespitosa, S. porsildiana, Eritrichium villosum, Senecio kjellmannii, Taraxacum jurtzevii и др.

Таким образом, РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» отличается от РФ соседних территорий, расположенных западнее, прежде всего отсутствием характерных редких видов, встречающихся лишь в специфических типах местообитаний. В целом же обсуждаемая нами РФ вполне аналогична остальным РФ, изучавшимся в полосе водораздела рек Колымы и Анадыря, и может быть отнесена к ряду горно-тундровых флор восточноанюйской группы. Соответственно территория РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» имеет все основания быть включенной в состав Чукотской провинции Арктической флористической области, как самый

южный район Восточноанюйского округа в пределах Континентально-Чукотской подпровинции (Юрцев и др., 1978). В пределы этого района входят все тундровые пространства водораздельной полосы от истоков р. Малый Пеледон на юго-западе до истоков р. Средний Каемравеем на северо-востоке. Расположенные южнее территории, где в ландшафте преобладают формации крупных кустарников (*Pinus pumila, Alnus fruticosa*), пойменных лесов и лиственничных редколесий, хотя и имеют сходную флору, относятся уже к Бореальной флористической области.

Проведенное нами исследование в районе Колымо-Анадырского водораздела позволяет уточнить границу между Арктической и Бореальной областями на обследованной нами территории. Нам представляется наиболее удобным провести это уточнение на базе опубликованных ранее схем флористических подразделений (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978). Предлагаемая нами коррекция пограничной линии дает возможность включить территорию региональной флоры «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» в состав Арктической флористической области (см. рисунок, *А, Б*). Соответственно территория РФ «Малый Пеледон—Средний Каемравеем» вместе в территорией РФ «Пеледонские ворота» включается в состав Верхне-Пеледонского флористического района в пределах Восточноанюйского округа Чукотской провинции. Именно этот район обозначен на картосхемах (см. рисунок, *А, Б*) в пределах корректирующей линии, определяющей уточненную границу между Арктической и Бореальной областями.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 96-04-49779).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л., 1964—1978. Т. 1—10.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Колымо-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. СПб., 1995. 992 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

Relatively extended part of the boundary between two floristic regions, the Arctic and Boreal ones, is located on the watershed of two biggest rivers in the north-east of Asia, the Kolyma and the Anadyr. Detailed study of local and regional floras within the watershed area including upper reaches of such rivers as the Big (Bolshoi) and the Little (Malyi) Anyui, the Little (Malyi) Peledon and the Middle (Srednii) Kaemraveem was carried out. These investigations showed that floristic complexes of the area studied belong to the type of hypoarctic floras, and the territory itself should be referred to as a separate Upper-Peledon district within the Eastern-Anyui circuit (okrug) of Chukotka province of the Arctic floristic region. According to this conclusion, the border line between the Arctic and the Boreal floristic regions is defined more precisely.

УДК 581.121 : 581.132 : 582.341.2 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© В. К. Курец, С. Н. Дроздов, А. В. Таланов, Э. Г. Попов

СВЕТОТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ CO_2-ГАЗООБМЕНА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SPHAGNUM* (*SPHAGNACEAE, MUSCI*)

V. K. KURETS, S. N. DROZDOV, A. V. TALANOV, E. G. POPOV. LIGHT-TEMPERATURE CHARACTERISTICS OF CO_2 GAS EXCHANGE IN SOME *SPHAGNUM* SPECIES (*SPHAGNACEAE, MUSCI*)

Сфагновые болота являются многолетними (тысячи лет) накопителями углерода, темпы аккумуляции которого определяются интенсивностью жизнедеятельности болотных растений, в частности сфагновых мхов. Изучение CO_2-газообмена образцов ряда видов сфагнов в лабораторных условиях позволило установить закономерности взаимосвязи нетто-фотосинтеза со светом, температурой и уровнем воды, ночного дыхания — с температурой. Показаны видовые различия интенсивности газообмена. Максимальное поглощение CO_2 сфагнами болот Карелии происходит при температуре 8—16 °С, освещенности 30—37 клк и оптимальном, характерном для каждого вида уровне воды. Повышение температуры при низком уровне освещенности, как и снижение уровня воды, приводит к диссимиляции углекислоты сфагнами.

Ключевые слова: сфагновые мхи, нетто-фотосинтез, темновое дыхание, условия среды.

По мере роста потребления энергии населением Земли возрастают выбросы углекислоты в атмосферу и угроза катастрофических последствий парникового эффекта. Поэтому вопросам оценки вклада в баланс углекислоты атмосферы как антропогенными, так и природными системами, в том числе болотами, способными хранить запасенный в торфе углерод тысячелетиями, уделяется большое внимание. На всей территории Восточной Европы распространены болота, в растительных торфообразующих сообществах которых доминируют сфагновые мхи, образующие до 40—65 % годичной биологической продукции на олиготрофных и до 30—34 % — на мезотрофных болотах (Елина и др., 1984). Таким образом, баланс углерода в болотных биогеоценозах в значительной мере определяется интенсивностью CO_2-газообмена сфагнов, однако динамика усвоения углекислоты атмосферы отдельными видами мхов изучена весьма фрагментарно.

Основными особенностями болот как среды обитания растений, по определению Т. К. Юрковской (1992), являются постоянное или периодическое увлажнение, недостаточная аэрация, низкая температура, бедность минерального питания и постоянное нарастание субстрата. Эти условия определили анатомо-морфологическое строение и экологическую характеристику сфагновых мхов, не имеющих корней и дифференцированной проводящей системы, осуществляющих водное и минеральное питание всей поверхностью и поэтому сильно зависящих от водного режима (Titus et al., 1983; Rydin, McDonald, 1985; Sogat, 1996; Грабовик, 1998). Морфология мхов исследована относительно полно (Савич-Любицкая, Смирнова, 1963), но сведения о влиянии даже ведущих факторов внешней среды (уровня воды, освещенности, температуры) на первичный процесс продуктивности — CO_2-газообмен отдельных видов сфагнумов — немногочисленны (Silvola, Heikkinen, 1979; Курец и др., 1993).

Цель настоящей работы — исследование температурных и световых зависимостей нетто-фотосинтеза и температурных зависимостей темнового дыхания у 5 видов сфагновых мхов — эдификаторов переходных и верховых болот Карелии.

Материал и методика

Опыты проводили в лабораторных условиях. Исследовали *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. riparium* Aongstr., *S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. и *S. subsecundum* Nees ex Sturm. Образцы отбирали на болотах стационара Киндасово (в 40 км западнее г. Петрозаводска) с минимальными нарушениями естественной структуры в сосуды 16 см в диам. и 22 см выс. или контейнеры 30 × 40 × 20 см: на олиготрофном участке — мочажине с уровнем воды –2 см от поверхности ковра (*S. balticum*), на кочке с

уровнем воды –20 см (*S. fuscum*), на низкой кочке с уровнем воды –8 см (*S. magellanicum*); на участке с мезоевтрофными условиями — на низкой кочке с уровнем воды 15 см от поверхности ковра (*S. fuscum, S. subsecundum, S. teres*). Из образцов отделяли цилиндрические пробы в стеклянные стаканы емкостью 1 л, которые заполняли водой до уровня, соответствующего месту отбора образца, и размещали на площадке, защищенной от прямых солнечных лучей и атмосферных осадков.

Для измерения светотемпературных характеристик нетто-фотосинтеза и дыхания сосуды с пробами поочередно помещали в установку для исследования CO_2-газообмена открытого типа, где проводили двухфакторный восьмиточечный эксперимент (Курец и др., 1993), варьируя на 3 уровнях освещенность (10, 30 и 50 клк) и температуру (2, 12 и 24 °С). Осветительное устройство установки, состоящее из 3 ламп ДРЛФ-400, 2 ламп КГ-1000 и водяного фильтра, позволяет получать в установке отношение облученности к освещенности, близкое к естественному. Освещенность мха в установке задавали, изменяя высоту подвеса ламп над водяным фильтром, температуру — охлаждая или подогревая воздух, который постоянно перемешивался вентилятором, благодаря чему разница температур растения и воздуха в установке не превышала 1 °С.

Через установку прокачивали наружный воздух со скоростью 1 л/мин. Во время экспозиции каждой точки плана (60 мин) посредством газоанализатора Infralit-IV (пределы измерений 0—0.01 % CO_2 объемных), включенного по дифференциальной схеме, регистрировали установившееся значение разности концентрации CO_2 в воздухе на входе и выходе установки, по которой рассчитывали интенсивность нетто-фотосинтеза в пересчете на единицу площади стакана (площади проекции «ковра мха», заключенного в стакане) или сухой массы (Таланов, 1990). Для определения влияния уровня воды на газообмен проводили трехфакторные эксперименты, пределы варьирования освещенности, температуры и уровня воды в которых представлены в табл. 3. Повторность опытов 2- и 3-кратная.

Совместная обработка опытных данных методом множественного регрессионного анализа позволила получить численные коэффициенты регрессионных уравнений взаимосвязи нетто-фотосинтеза со светом и температурой, а также с уровнем воды, а численный анализ уравнений — получить величины и условия потенциальных максимумов нетто-фотосинтеза, световые и температурные границы 90 % оптимума газообмена при естественном содержании углекислоты в воздухе.

Темновое дыхание измеряли при циклическом изменении температуры в ночной период опыта (с 22 до 8 ч) от 2 до 35 °С. По завершении измерений газообмена определяли сухую массу мха.

Результаты и обсуждение

Опыты позволили выявить заметные различия потенциальных максимумов нетто-фотосинтеза сфагновых мхов исследованных видов (табл. 1), величина и светотемпературные условия проявления которых зависят как от времени отбора образцов, так и оводненности места их естественного обитания. В мае максимальные значения поглощения CO_2 у сфагнов варьировали в пределах от 0.8 мг/г · ч у *S. balticum* до 2.0 мг/г · ч у *S. subsecundum*. В июне потенциальные возможности поглощения углекислоты возросли, диапазон максимумов большей части видов расширился, например у *S. fuscum* с 1.4 мг/г · ч с олиготрофного участка до 3.25 мг/г · ч с более оводненного, евтрофного, на кочке. Однако у *S. subsecundum* с евтрофного местообитания максимум понизился до 0.69 мг/г · ч. Потенциальные максимумы газообмена сфагнов, за исключением этого вида, возросли в июне в 2—3 раза по сравнению с маем. При этом осталась на прежнем уровне или возросла потребность в повышении освещенности и, за исключением *S. balticum* и *S. fuscum* с евтрофной части, снижении температуры на 1—3 °С. Температурные границы оптимумов газообмена для отдельных видов расширились или сместились в сторону как повышения, так и понижения

ТАБЛИЦА 1

Светотемпературные условия потенциального максимума (max) и оптимума (opt) нетто-фотосинтеза (Pn) сфагновых мхов в зависимости от сезона

Вид	Pn max, мг/г · ч/мг/дм^2 · ч	Температура, °C		Освещенность, клк	
		max	opt	max	opt
		Май			
Sphagnum balticum	0.80/1.14	8	5—13	36	29—44
S. fuscum					
олиготрофный участок	0.87/2.20	14	9—17	30	21—38
евтрофный участок	1.35/4.47	15	6—22	37	22—50
S. magellanicum	1.01/2.30	15	8—20	31	19—41
S. subsecundum	2.00/2.60	13	8—18	30	22—39
S. teres	1.06/1.75	14	9—20	33	19—45
		Июнь			
S. balticum	1.83/2.31	13	8—18	37	28—47
S. fuscum					
олиготрофный участок	1.40/3.43	11	5—18	34	23—47
евтрофный участок	3.25/6.27	16	10—23	36	25—48
S. magellanicum	3.16/6.17	15	8—18	37	26—49
S. subsecundum	0.69/0.75	10	7—14	36	28—44
S. teres	3.15/3.32	13	7—14	33	23—44

температуры. На примере *S. fuscum* четко проявилось влияние оводненности места обитания на газообмен, который у мха с олиготрофного участка был примерно в 1.5—2.0 раза ниже, нежели у образца с евтрофного, как в мае, так и июне.

Оптимальными для нетто-фотосинтеза всех 5 видов сфагнов в опыте являются освещенность выше 19—22 клк и температура в пределах от 5—9 до 22 °C в мае и освещенность 23—28 клк и температура от 7—10 до 23 °C в июле; эти данные близки к установленным ранее (Silvola, Heikkinen, 1979; Курец и др., 1993) и соответствуют

ТАБЛИЦА 2

Среднее темновое дыхание сфагновых мхов ($R_{ср}$) при средней в опыте температуре ($T_{ср}$) ночи в зависимости от сезона отбора образца

Вид	Месяц отбора образца			
	Май		Июль	
	$R_{ср}$, мг/г · ч/мг/дм^2 · ч	$T_{ср}$, °C	$R_{ср}$, мг/г · ч/мг/дм^2 · ч	$T_{ср}$, °C
Sphagnum balticum	1.32/1.88	14.3	1.93/2.44	15.4
S. fuscum				
олиготрофный участок	0.77/1.77	14.1	1.09/2.67	15.2
евтрофный участок	0.79/2.63	14.4	2.26/4.36	15.6
S. magellanicum	0.74/1.69	14.5	2.58/5.04	15.7
S. subsecundum	1.11/2.88	14.5	3.14/3.42	15.6
S. teres	0.78/1.84	14.3	2.46/2.59	15.3

ТАБЛИЦА 3

Нетто-фотосинтез *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* в зависимости от освещенности, температуры и уровня воды относительно границы оторфованной части образца

№ варианта опыта	Освещенность, клк	Температура, °С	Уровень воды, см («—» — ниже)	Нетто-фотосинтез, мг/дм^2 · ч
		S. fuscum		
1	5.0	15.0	−10.6	0.021
2	25.0	15.0	−10.6	1.055
3	5.0	20.0	−10.6	0.527
4	25.0	25.0	−10.6	0.211
5	25.0	25.0	−2.5	0.316
6	5.0	25.0	−2.5	−1.899
7	25.0	15.0	−2.5	0.633
8	5.0	10.0	0.2	0.264
9	25.0	10.0	0.2	0.949
10	15.0	17.5	0.2	0.127
		S. magellanicum		
11	5.0	8.0	−11.7	−0.632
12	25.0	8.0	−11.7	0.158
13	15.0	15.0	−11.7	−1.105
14	25.0	8.0	0.7	1.421
15	15.0	15.0	0.7	0.316
16	5.0	22.0	0.7	−0.316
17	25.0	8.0	−21.7	−0.158
18	15.0	15.0	−21.7	−1.421
19	5.0	22.0	−21.7	−3.000
20	25.0	22.0	−21.7	−2.526

закономерностям природного распространения мхов: имеющий максимум фотосинтеза при меньшей температуре *S. balticum* более распространен в северных широтах, нежели *S. magellanicum*.

Наблюдения за ростом сфагнов в естественных условиях (Максимов, 1982) в течение ряда сезонов показали, что наибольший прирост наблюдается весной, а с повышением температуры и падением уровня воды прирост мхов замедляется вплоть до полного прекращения.

Измерение интенсивности темнового (ночного) дыхания сфагнов (табл. 2) показало, что при средней в опыте ночной температуре около 15 °С скорость дыхания становится сравнимой с нетто-фотосинтезом. В мае среднемесячная температура в районе Петрозаводска равна 7.6 °С. В июле она достигает 16.6 °С, вследствие чего потенциальный фотосинтез сфагнов при прочих равных условиях возрастает в 2—3 раза. Однако с подъемом температуры усиливается дыхание, вследствие чего суточный баланс аккумуляции углекислоты и прирост биомассы могут упасть.

Трехфакторный эксперимент с варьированием температуры, освещенности и уровня воды (табл. 3) показал, что с повышением температуры и снижением уровня воды, особенно при низкой освещенности, нетто-фотосинтез может понизиться вплоть до перемены знака. При этом эффект действия факторов определяется не только их уровнями, но и водно-физическими свойствами ковра мха: фотосинтез одного из наименее устойчивых к высушиванию, но образующего плотную и хорошо впитывающую воду растительную массу *S. fuscum* (Sogat, 1996) в меньшей степени зависит от уровня воды, нежели от температуры и света. При освещенности 25 клк

максимальный в опыте фотосинтез этого мха соответствовал температуре 15 °С и уровню воды −10.6 см (табл. 3, вариант 2), а минимальный — температуре 25 °С (табл. 3, вариант 4). У обитающего на кочках и менее влаголюбивого *S. magellanicum* (Li et al., 1991) при той же освещенности 25 клк максимум газообмена был при температуре 8 °С и уровне 0.7 см (табл. 3, вариант 14). Понижение уровня до −11.7 см в тех же светотемпературных условиях снизило газообмен до наименьшего в опыте положительного для этого вида уровня (табл. 3, вариант 12). Повышение температуры при низкой освещенности сопровождается у этого вида диссимиляцией углекислоты даже на фоне высокого уровня воды (табл. 3, вариант 16).

Непосредственный анализ данных опыта свидетельствует о том, что отклонения любого из испытанных факторов за пределы оптимума сопровождаются снижением вплоть до смены знака скорости ассимиляции углекислоты.

Сопоставление уровней и условий проявления максимумов CO_2-газообмена участков естественного болота (Курец и др., 1998) и сфагнумов в лабораторном опыте показало, что определенные непосредственно на болоте уровни фотосинтеза несколько выше, нежели в лабораторном опыте, но температуры и освещенности максимумов близки. Возможно, что различия в уровнях ассимиляции вызваны тем, что в естественном ковре болота помимо сфагнов присутствуют сосудистые растения с более высокой интенсивностью газообмена, а также адаптацией сфагнов к лабораторным условиям с пониженной освещенностью и повышенной для них температурой.

Результаты лабораторных опытов позволяют сделать вывод о заметных видовых различиях сфагнов по уровням показателей газообмена и условиям их проявления, но общими для изученных нами сфагновых мхов являются пониженные температуры оптимума, потребность в сравнительно высокой освещенности и зависимость нетто-фотосинтеза от уровня воды. Высокая для сфагнов (15—17 °С) среднесуточная температура, пониженная освещенность и снижение уровня воды на 14—20 см от верхней границы оторфования могут привести к отрицательному балансу ассимиляции углекислоты сфагновыми мхами.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грабовик С. И. Устойчивость ценопопуляций сфагновых мхов на болотных экосистемах Карелии // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 132.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Курец В. К., Икконен Е. Н., Алм Ю. и др. Влияние светотемпературного режима и уровня грунтовых вод на CO_2-газообмен открытого участка олиготрофного болота // Экология, 1998. № 1. С. 14—18.

Курец В. К., Таланов А. В., Попов Э. Г., Дроздов С. Н. Светотемпературные зависимости видимого фотосинтеза и темновое дыхание некоторых видов сфагновых мхов // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 5. С. 704—708.

Максимов А. И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии / Под ред. Пьявченко Н. И. Петрозаводск, 1982. С. 170—179.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1963. 112 с.

Таланов А. В. Расчет скорости CO_2-газообмена в системе фитотрон—растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М., 1990. С. 64—74.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с. (Тр. БИН. Вып. 4).

Li Y., Glima T. M., Liao L. Responses of two interacting *Sphagnum* species to water level // J. Bryol. 1991. Vol. 17. N 1. P. 59—70.

Silvola J., Heikkinen S. CO_2-exchange in the Empetrum nigrum–Sphagnum fuscum community // Oecologia. 1979. N 37. P. 273—283.

Sogat C. Tolerance des Sphaignes a la dessiccation // Cryptogamic, Bryol., Lihenol. 1996. Vol. 17. N 3. S. 171—183.

Rydin H., McDonald A. J. S. Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents // J. Bryol. 1985. N 13. P. 579—584.

Titus J. E., Wagner D. J., Stephens M. D. Contrasting water relations of photosynthesis for two *Sphagnum* mosses // Ecology. 1983. Vol. 64. N 5. P. 1109—1115.

Институт биологии
Карельского научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 24 XII 1998

SUMMARY

The study of CO_2 gas exchange of the *Sphagnum* species inhabiting Karelia allowed to determine the pattern of correlation between net photosynthesis and dark respiration and light intensity, temperature and water level. The variation of gas exchange levels among species was shown. The maximal carbon dioxide consumption were observed at light intensity of 300—370 Wt/m^2, temperature of 8—16 °C and water level being species specific. The temperature increase and lowering of water level combined with low light intensity resulted in negative values of net photosynthesis.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.717 (571.121)

© П. Ю. Жмылев, В. Ю. Разживин

НОВЫЙ ВИД РОДА *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) ИЗ АРКТИЧЕСКОЙ СИБИРИ

P. Yu. ZHMYLEV, V. Yu. RAZZHIVIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) FROM ARCTIC SIBERIA

Приведен диагноз нового гибридогенного вида *Saxifraga jamalensis* с северного Ямала.
Ключевые слова: новый вид, *Saxifraga*.

Летом 1994 г. во время работ совместной российско-шведской экспедиции «Экология тундры—94» авторами была обнаружена небольшая популяция незнакомой камнеломки в нижнем течении р. Яхадыяха (северный Ямал). Растение найдено на топком берегу озера в старице реки вместе с *Saxifraga aestivalis* L. и *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. ex Willd. Образцы растения были собраны в стадии отцветания и плодоношения. Большинство коробочек оказались дефектными, хотя соцветия содержали однополые и обоеполые нормально развитые и недоразвитые цветки. В морфологическом облике новой камнеломки сочетаются признаки *S. aestivalis* и *S. nivalis* L., для которых известны следующие хромосомные числа: соответственно 2n = 28, 30, 56 и 2n ≐ 60 (Жукова, Петровский, 1987; Девятов и др., 1997). В связи с этим можно предположить, что описываемый новый вид является еще одним примером локального межподсекционного естественного гибрида подсекций *Rotundifoliatae* A. M. Johnson и *Dermasea* (Haworth) Zhmylev секции *Chionophila* A. M. Johnson (Жмылев, 1997а, б).

Saxifraga jamalensis Zhmylev et Razzhivin sp. nov. — Planta herbacea, perennis, longe rhizomatosa. Rhizoma hypogeogeneum, oblique ascendens vel verticale, ramificans, radicibus adventiciis numerosis. Folia rosulam formantia, glabra vel margine pilosa, petiolis laminis duplo-triplo longioribus; laminae rotundato-ovatae vel rotundato-rhomboideae, 1 cm lg., 0.7 cm lt., basi cuneatae, margine serrato-denticulatae, denticulis in numero 10—11, triangularibus, utrinque purpureae vel supra pallide virides et subtus purpureae. Caules aphylli, 15—30 cm alt., sparse crispato-pilosi. Inflorescentia panicea, multiflora, dense pilosa, pilis albis, multicellularibus, glanduliferis. Flores hermaphroditi foemineique vel abortivi. Sepala distincta vel basi connata, 2.5 mm lg., triangulata, sub anthesi deflexa. Petala purpurea vel alba, 2.5 mm lg., 1 mm lt., lanceolata. Stamina petalis breviora vel abortientia, filamentis anguste claviformibus, purpureis. Ovarium superum; discus hypogynus in statu florendi inconspicuus. Capsula oblonga, 3 mm lg. Semina numerosa, 0.3 mm lg. Chromosomata 2n ≈ 70.

Typus: Jamal, flumen Jachadyjacha, N 72° 43′, E 70° 43′, ad ripam paludosam laci, 20 VIII 1994, P. Zhmylev, V. Razzhivin (LE).

Affinitas. Species gybridogena (*Saxifraga nivalis* L. × *S. aestivalis* Fisch. et Mey. aut *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. ex Willd. × *S. aestivalis*) inter parentes locum medium manifeste obtinens.

Травянистый длиннокорневищный многолетник. Корневище гипогеогенное, косовосходящее или вертикальное, ветвистое, с многочисленными придаточными корнями. Листья собраны в розетку, голые или по краю с волосками, с черешком в 2—3 раза длиннее пластинки; последние округло-яйцевидные или округло-ромбовид-

ные, 1 см дл., 0.7 см шир., в основании клиновидные, по краю пильчато-зубчатые (зубцы в числе 10—11, треугольные), с двух сторон пурпурные или сверху бледно-зеленые, а снизу пурпурные. Цветоносы безлистные, 15—30 см выс., рассеянно курчаво-волосистые. Соцветие метельчатое, многоцветковое, плотно опушенное (волоски белые, многоклеточные, железистые). Цветки обоеполые и женские или недоразвитые. Чашелистики свободные или сросшиеся в основании, 2.5 мм дл., треугольные, во время цветения отгибаются. Лепестки пурпурные или белые, 2.5 мм дл., 1 мм шир., ланцетовидные. Тычинки короче лепестков или недоразвиваются, тычиночные нити узко булавовидные, пурпурные. Завязь верхняя, подпестичный диск во время цветения не заметен. Коробочка продолговатая, 3 мм дл. Семена многочисленные, 0.3 мм дл. $2n \approx 70$.

Тип: Ямал, р. Яхадыяха, 72° 43′ с. ш., 70° 43′ в. д. Заболоченный берег озера, 20 VIII 1994, П. Жмылев, В. Разживин (LE).

Родство. Гибридогенный вид, вероятно, возникший от скрещивания *Saxifraga nivalis* L. × *S. aestivalis* Fisch. et Mey. или *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. ex Willd. × *S. aestivalis* и вполне промежуточный по признакам между предполагаемыми родителями.

Эколого-морфологическое и таксономическое разнообразие рода *Saxifraga* L. в значительной степени обусловлено гибридизацией (Jaworska, Nybom, 1967; Spongberg, 1972, и др.). По данным D. Webb и R. Gornall (1989), гибридизация в роде обычно отмечается между видами, относящимися к одной секции или подсекции. Примеров межсекционных и тем более межподродовых естественных гибридов известно мало. Например, распространенный на востоке Гренландии *S. nathorstii* (Dusen) Hayek, вероятно, является межсекционным полиплоидным гибридом (*S. oppositifolia* L. × *S. aizoides* L.) (Böcher, 1941, 1983). Оценивая в целом разнообразие предполагаемых естественных гибридов в роде *Saxifraga*, можно выделить следующие ситуации: 1) интрогрессивная гибридизация в области совместного произрастания 2 близкородственных видов (например, *S. aestivalis* Fisch. et Mey × *S. nelsoniana* D. Don; Жмылев, 1995); 2) более или менее широко распространенные гибридогенные таксоны (Webb, Gornall, 1989); 3) гибриды с «островным» распространением и, вероятно, политопного происхождения (например, *S.* × *opdalensis* A. Blytt; Ovstedal, 1998); 4) гибридогенные таксоны с локальным распространением. К последней ситуации относится наибольшее число примеров, в том числе и описываемый вид *S. jamalensis*.

Авторы выражают благодарность Шведскому полярному секретариату за предоставленную возможность участия в экспедиции «Экология тундры—94».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Девятов А. Г., Жмылев П. Ю., Кожевникова А. Д. Число хромосом некоторых арктических видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 122.

Жмылев П. Ю. К таксономии комплекса *Saxifraga nelsoniana* s. l. (*Saxifragaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 75—82.

Жмылев П. Ю. Систематический обзор камнеломок (*Saxifraga* L.) России и сопредельных территорий: подроды *Micranthes, Diptera, Hirculus* // Там же. 1997а. Т. 102. Вып. 3. С. 46—51.

Жмылев П. Ю. Систематический обзор камнеломок (*Saxifraga* L.) России и сопредельных территорий: подроды *Porphyrion* и *Saxifraga* // Там же. 1997б. Т. 102. Вып. 6. С. 43—49.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Кариотаксономическое изучение некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 632—640.

Ovstedal D. O. Variation within some Nordic *Saxifraga* species (*Saxifragaceae*) // Nordic J. Bot. 1998. Vol. 18. N 2. P. 171—181.

Böcher T. W. On the origin of *Saxifraga nathorstii* (Dusen) v. Hayek // Medd. Grønland. 1941. Vol. 131. N 2. P. 1—14.

Böcher T. W. The allotetraploid *Saxifraga nathorstii* and its probable progenitors *S. aizoides* and *S. oppositifolia* // Medd. Grønland. Biosci. 1983. Vol. 11. P. 1—22.

Jaworska H., Nybom N. A twin-layer chromatographic study of *Saxifraga caesia, S. aizoides* and their putative hybrid // Hereditas. 1967. Bd 57. N 1-2. P. 159—177.
Spongberg S. A. The genera of *Saxifragaceae* in the southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1972. Vol. 53. N 4. P. 409—498.
Webb D. A., Gornall R.J. Saxifrages of Europe. With notes on African, American and some Asiatic species. London, 1989. 307 p.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Получено 18 V 1999

SUMMARY

The diagnosis of a new hybridogeneous species *Saxifraga jamalensis* Zhmylev et Razzhivin, sp. nov. from northernmost Yamal Peninsula (Western Siberia) is followed by a discussion of its probable relatives and hybridization within the genus *Saxifraga* L.

УДК 582.715 (571.6) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© С. Б. Гончарова

О ТАКСОНОМИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SEDOIDEAE* (*CRASSULACEAE*) РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА. I. РОДЫ *HYLOTELEPHIUM* И *AIZOPSIS*

S. B. GONTCHAROVA. ON THE TAXONOMY OF SUBFAMILY *SEDOIDEAE* (*CRASSULACEAE*) OF THE RUSSIAN FAR EAST. I. GENERA *HYLOTELEPHIUM* AND *AIZOPSIS*

Приведен конспект родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока, входивших ранее в состав рода *Sedum* s. l. Уточнены синонимы. Дополнены сведения о распространении видов. Данная работа является первой из предполагаемой серии статей о таксономии *Sedoideae* российского Дальнего Востока.
Ключевые слова: таксономия, *Crassulaceae, Sedoideae, Hylotelephium, Aizopsis*.

Сем. *Crassulaceae* DC. признается в объеме, предложенном A. de Candolle (1828) (за исключением рода *Penthorum*, который считали членом *Crassulaceae, Saxifragaceae* или олиготипного сем. *Penthoraceae*). Современные исследования (Grulich, 1984; Eggli et al., 1995; Hart't, 1995; Ohba, 1995) подтверждают, что *Crassulaceae* — естественная группа, однако классификация внутри семейства до сих пор является объектом споров. Особенно неясно положение и состав рода *Sedum* s. l.

Род *Sedum* s. l. насчитывает около 500 видов суккулентно-листовых растений. Большое число видов отражает сложность положения рода, в котором филетические взаимоотношения затемнены конвергентным или даже параллельным развитием видов, формировавшихся в узких экологических условиях (Grulich, 1984; Ham, 1995; Hart't, 1995; Ohba, 1995; Stevens, 1995). Еще S. Schönland (1891) говорил об искусственности многих родов и делал попытки сделать их естественными. Современные генетические исследования также подтвердили, что род *Sedum* s. l. не является естественным таксоном (Ham, 1995; Hart't, 1995). Многие авторы указывали на необходимость выделения из него монофилитических составляющих. Сделано несколько попыток разделения рода (Ohba, 1977, 1978, 1995; Grulich, 1984; Hart't, 1995), принят консенсус в таксономии толстянковых (Eggli et al., 1995). Однако это пока еще не решило всех проблем рода *Sedum* s. l.

На российском Дальнем Востоке (РДВ) сем. *Crassulaceae* представлено 2 подсемействами: *Crassuloideae* (с одним видом *Tillaea aquatica* L.) и *Sedoideae* (с 4 родами

и 28 таксонами внутривидового ранга). В обработке сем. *Crassulaceae* для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. А. Безделева (1995) следовала классической концепции семейства, однако современные исследования достоверно доказали самостоятельность рода *Hylotelephium* H. Ohba (1978), сделано предположение о самостоятельности рода *Aizopsis* Grulich (1984), внесены значительные изменения во внутрисемейственную и внутриродовую таксономию (Eggli et al., 1995; Hart't, 1995; Ohba, 1995).

Цель данной работы — пересмотреть классификацию рода *Sedum* s. l. РДВ в соответствии с современными воззрениями, уточнить синонимы и сведения о распространении видов.

В приводимом ниже конспекте мы следовали системам, представленным А. Г. Борисовой (1939), H. Ohba (1978, 1995), V. Grulich (1984), S. B. Gontcharova (1999). Внутри секций виды расположены в алфавитном порядке. При указании общего распространения за основу принято районирование, используемое во «Флоре СССР», районы распространения видов в пределах РДВ приведены по С. С. Харкевичу (1985).

История развития таксономии рода *Sedum* s. l.

В конце XIX—начале XX в. было предложено несколько систем сем. *Crassulaceae*. Из них наибольшее значение в установлении внутриродовых отношений имели классификации A. de Candolle (1828), S. Schönland (1891), A. Berger (1930), H. Fröderström (1930—1935).

De Candolle (1828) в сем. *Crassulaceae* приводит 19 родов с 308 видами (включая *Penthorum*); семейство он разделил на 2 трибы: *Crassuleae Legitimae* (305 видов из 17 родов), содержащую виды со свободными карпелами, и *Crassuleae Anomalae*, содержащую виды со сросшимися карпелами, относящиеся к 2 олиготипным родам — *Diamorpha* (1) и *Penthorum* (2). В основу классификации «настоящих» *Crassulaceae* положены 2 основных весьма важных флоральных признака — число тычинок и сростность лепестков; выделены 2 подтрибы: *Isostemonae* и *Diplostemonae*.

В обработке семейства, сделанной S. Schönland (1891) для первого издания «Die natürlichen Pflanzenfamilien», число известных науке видов толстянковых возросло до 469. Эта классификация в целом была идентична предыдущей, однако число родов сокращено до 13, из них 5 — монотипные. Как подчеркивает H. Hart't (1995), эволюционные схемы Schönland (1891) поразительно совпадают с современными филогенетическими построениями, сделанными на основе генетического анализа. Schönland (1891) поместил род *Sedum* в центр своей классификации и установил, что он является анцестором и типом семейства.

Во втором издании «Die natürlichen Pflanzenfamilien» обработка семейства была сделана A. Berger (1930). Его система основана на признаках числа и расположения частей цветка, степени сростнолепестности и листорасположении. Она значительно усовершенствована по сравнению с предыдущими и до сих пор является наиболее авторитетной обработкой на внутрисемейственном и родовом уровне. Классификация содержит 6 подсемейств, 33 рода, около 1400 видов. Подсемейства были сгруппированы по 3 в 2 группы: *Crassula*-линия и *Sedum*-линия, в которых были представлены таксоны из южного и северного полушария соответственно.

Построения H. Fröderström (1930, 1931) имеют ярко выраженный географический подход. Во введении к монографии рода *Sedum* он развил совершенно новую революционную теорию о происхождении и эволюции *Crassulaceae*. Он не принял точку зрения Schönland (1891) о центральном положении рода *Sedum* в филогении семейства и предположил, что предком семейства является космополитный род *Tillaea*. Эта идея не была признана современными исследователями. Fröderström (1930—1935) полагал, что *Sedum* — полифилетический таксон, произошедший от 2 независимых линий.

В последующие десятилетия взаимоотношения внутри семейства изучались на всех таксономических уровнях и разнообразными методами (Борисова, 1939, 1969; Ham, 1995; Hart't, 1995; Hart't, Eggli, 1995; Ohba, 1995).

Наиболее полная обработка толстянковых флоры СССР была проведена А. Г. Борисовой (1939, 1969). Основное отличие данной системы от таковой Berger (1930) в том, что некоторые секции переведены в ранг родов и разделены на более мелкие таксоны (ряды, серии). Справедливость основных построений Berger и Борисовой, естественность большинства внутриродовых таксонов подтверждаются данными хемотаксономических исследований (Гнедков, Шретер, 1977; Шинкина, 1979, Куркин и др., 1986). Так, П. Н. Гнедковым и А. И. Шретером (1977) установлено, что состав флавоноидных соединений является видоспецифичным и соответствует таксономическому положению секций. Г. П. Шинкиной (1979) при сравнении химического состава 16 видов дальневосточных очитков также отмечено значительное сходство состава химических соединений внутри секций и столь же значительные межсекционные различия. Отмечен своеобразный набор фенольных соединений у *Sedum selskianum* Regel et Maak, что подтверждает справедливость выделения этого вида в отдельную секцию.

Обработка очитковых Восточной Азии, и рода *Sedum* в том числе, была проведена японским ботаником Ohba (1977, 1978, 1995). Главные признаки, взятые им в основу классификации, — форма оснований завязей и зрелых листовок, цвет и степень срастания лепестков, наличие или отсутствие розеток. Автор

провел ревизию подсемейства, основываясь на азиатских представителях, пересмотрел разделение таксонов внутри азиатской части *Sedoideae*, выделил роды *Hylotelephium, Prometheum, Perrierosedum* и выдвинул предположение о необходимости выделения рода *Balfouria*.

Классификация европейских, северо-африканских и западно-азиатских *Sedoideae* была предложена Grulich (1984). Автор сделал попытку разделить *Sedum* s. l. на естественные группы и выделил роды *Aizopsis, Asterosedum, Petrosedum, Oreosedum*. Разделение родов в данной классификации основано главным образом на географическом распространении видов, признаках вегетативной сферы (форме роста, расположении листьев), морфологии соцветий и строении гинецея.

Новая классификация *Crassulaceae*, предложенная Hart't (1995), является результатом филогенетического анализа вариаций ДНК хлоропластов. Автор разделил семейство на 2 подсемейства: *Crassuloideae* (250 видов из 2 родов) и *Sedoideae* (более 1100 видов). Внутри *Sedoideae* выделены 2 трибы: *Kalanchoeae* (250 видов, 5 родов) и *Sedeae*. Последняя в свою очередь разделена на 2 подтрибы: *Telephiinae* (150 видов, 5 родов) и *Sedinae* (700 видов, 18 родов). Более половины видов *Sedinae* содержатся в наибольшем по числу видов роде *Sedum* s. str. (350). Другие роды варьируют по числу видов от очень больших (*Echeveria*; 150—200 видов), средних (*Aeonium, Dudlea, Sempervivum*; 50—40) и маленьких (в том числе монотипных, менее 15 видов). Подтриба *Telephiinae* включает в себя группу Telephium-clade (*Hylotelephium, Rhodiola, Sedum* subgen. *Aizoon, S.* subgen. *Spathulatae, Orostachys*). Все представители этой группы когда-либо были отнесены к *Sedum* как подроды, секции или серии, имеют обдиплостемонный андроцей (тычинки расположены в 2 круга, причем наружные тычинки супротивны лепесткам, а внутренние с ними чередуются), 5(4—6)-мерные цветки со свободными плодолистиками и, за небольшим исключением, имеют плоские пильчатые или зубчатые листья. Виды этой группы распространены главным образом в Азии и могут быть определены как плосколистные азиатские *Sedum* (Hart't, 1995).

Конспект родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* флоры российского Дальнего Востока

Crassulaceae DC.

Subfam. 1. *Sedoideae* Berger

1. *Hylotelephium* H. Ohba,

1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 46. — *Sedum* L. 1753, Sp. Pl. ed. 1, 430, pro parte, excl. N 4—15 et lectotypus. — *Sedum* sect. *Telephium* S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 532. — *Sedum* subgen. *Telephium* (S. F. Gray) Clausen, 1995, Sedum N. Amer. : 70.

Лектотип (Ohba, 1977): *Hylotelephium telephium* (L.) H. Ohba (=*Sedum telephium* L.).

Содержит около 25 видов. Виды из рода *Hylotelephium* отличаются от других родов подсем. *Sedoideae* наличием 6 проводящих пучков в генеративных органах, завязей свободных, на ножке или с оттянутыми основаниями, не горбатых с брюшной стороны (Ohba, 1977), плоскими широкими листьями, брактеозно-эбрактеозными моно- и полителическими тирсовидными соцветиями, 5(4)-мерными обоеполыми цветками, цветущими в конце лета или осенью (растения короткого дня), белыми, розовыми, пурпурными или бледными зеленовато-палевыми цветками. Кроме того, виды этого рода отличаются от *Sedum* s. str. формой роста; их цветоносные побеги всегда однолетние, развиваются из пазушных почек прошлогоднего побега и/или придаточных почек на корневище. Основное хромосомное число (10)12 (Uhl, Moran, 1972). Близок к *Orostachys*.

Sect. 1. *Hylotelephium*.

Ser. 1. *Hylotelephium* — *Sedum* sect. *Telephium* ser. *Erecticaules* Praeger, 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. 46 : 78. — gr. *Eu-Telephia* Praeger, 1921, l. c. : 79. — gr. *Verticillata* Praeger, 1921, l. c. : 94. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Eu-telephium* (Praeger) Boriss. 1939. Фл. СССР, 9 : 53. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Fasciculatae* Boriss. 1939, цит. соч. : 61, nom. invalid., descr. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Viviparae* Boriss. 1939, цит. соч. : 58, nom. invalid., descr. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Fasciculatae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 116. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger. ser. *Viviparae* Boriss. 1969, цит. соч. : 116.

1. *Hylotelephium erythrostictum* (Miq.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 50. — *Sedum erythrostictum* Miq. 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 115. — *S. alboroseum* Baker, 1868, in Saund., Refug. Bot. 1 : t. 33. — *S. telephium* subsp. *alboroseum* (Baker) Fröd. 1930, Acta Horti Gotoburg. 5, append : 61.

Описан из Японии.

Южно-Сах.

Общ. распр.: Корея, Япония, Китай.

Во «Флоре СССР» (Борисова, 1939) в распространении вида указана Маньчжурия, однако в региональных флорах Маньчжурии (Noda, 1971; Kitagava, 1979) этого вида нет.

2. *H. pallescens* (Freyn) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 51. — *Sedum pallescens* Freyn, 1895, Österr. Bot. Zeitschr. 45 : 317. — *S. telephium* var. *pallescens* Kom. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 22 : 393. — *S. eupatorioides* Kom. 1931, в: Комаров и Алисова, Опр. раст. Дальневост. края, 1 : 601. — *Hylotelephium eupatorioides* (Kom.) H. Ohba, 1977, l. c. : 50.

Описан из Даурии.

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур.

Общ. распр.: Вост. Сиб., Маньчжурия, Китай.

Во «Флоре СССР» (Борисова, 1939) приводится как эндемик РДВ.

3. *H. triphyllum* (Haw.) Holub, 1983, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 18, 2 : 204. — *Anacampseros triphylla* Haw. 1812, Syn. Pl. Succ. 111. — *Sedum telephium* var. β *purpureum* L. 1753, Sp. Pl. : 430. — *S. purpureum* (L.) Schult. 1814, Oestr. Fl., ed. 2 : 686. — *Hylotelephium purpureum* (L.) Holub, 1979, Preslia, 51 : 281.

Описан из Европы.

Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охотск. (сев., южн.), Даур., Камч., Сев.-Сах., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур.

Общ. распр.: Евр. ч., Зап. и Вост. Сиб.; Монг., Китай, Маньчжурия, Корея, Япония (Хоккайдо).

4. *H. verticillatum* (L.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 54. — *Sedum verticillatum* L. 1753, Sp. Pl. : 430. — *S. telephium* subsp. *verticillatum* (L.) Fröd. 1930, Acta Horti Gotoburg. 5, append. : 64, fig. 254—259, pl. 25.

Описан из Вост. Сиб.

Камч., Сев.-Сах., Южно-Сах., Южно-Кур.

Общ. распр.: Вост. Сиб., Китай, Сев. Корея, Маньчжурия, Япония.

5. *H. viviparum* (Maxim.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 55. — *Sedum viviparum* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 29 : 142. — *S. telephium* subsp. *viviparum* (Maxim.) Fröd. 1930, Acta Horti Gotoburg. 5, append. : 65, fig. 260—268, pl. 26.

Описан из Уссур. Тип: «Ad sinus sedemi. VIII, 1882. Jankovski» (LE).

Уссур.

Общ. распр.: Маньчжурия, Корея, Китай.

Ser. 2. *Sieboldia* H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12 : 165.

Тип: *Hylotelephium sieboldii* (Hort. ex G. Don) H. Ohba.

6. *H. ussuriense* (Kom.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 54. — *Sedum ussuriense* Kom. 1916, Изв. Петерб. бот. сада, 16 : 170.

Описан из Уссур. Тип: «Залив Америка, бухта Находка, береговые скалы, 30 IX 1913, В. Комаров» (LE).

Уссур.

Общ. распр.: Япония (Хоккайдо) (?).

Приводится как эндемик Уссур. (Борисова, 1939; Безделева, 1995; Гончарова, 1997), однако Ohba (1993) рассматривает *H. tsugaruense* (Hara) H. Ohba как японскую островную вариацию *H. ussuriense*.

Ранее данный вид был помещен в ser. *Hylotelephium* (Ohba, 1978), однако, судя по диагнозу серии, *H. ussuriense* должен рассматриваться в ser. *Sieboldia*.

Sect. 2. *Populisedum* (Berger) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12 : 165. — *Sedum* sect. *Populisedum* Berger, 1930 in Engl. et Prantl, Nat. Pfl.-fam. 2 Aufl. 18a : 446. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Humilicaulia* Praeger ser. *Repentes* (Praeger) Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 64, nom. invalid., diagn. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Humilicaulia* Praeger ser. *Repentes* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 116.

Тип: *Hylotelephium populifolium* (Pall.) H. Ohba.

7. *H. cyaneum* (J. Rudolf) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 50. — *Sedum cyaneum* Rud. 1811, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 4 : 341. — *S. lilacinum* Ledeb. 1812, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 5 : 535. — *S. dahuricum* Steph. ex Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 66, pro syn.

Описан из Вост. Сиб. Тип: LE.

Чук., Ан., Анад.-Пенж., Кол., Охотск., Алд., Камч., Сев.-Сах., Бур., Амг.

Общ. распр.: Вост. Сиб.

8. *H. pluricaule* (Maxim.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 51. — *Sedum telephium* var. *pluricaule* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 29 : 142. — *S. pluricaule* (Maxim.) Kudo, 1923, Journ. Coll. Agric. Sapporo, 12 : 40.

Описан с Сахалина.

Сев.-Сах., Южн.-Сах.

Общ. распр.: Япония (Хоккайдо).

Ранее указывался как эндемик о-ва Сахалин (Борисова, 1939; Безделева, 1995), однако сообщается и для флоры Японии (Ohba, 1977).

2. *Aizopsis* Grulich,

1984, Preslia, 56 : 35. — *Sedum* sect. *Aizoon* Koch, 1835, Syn. Fl. Germ., ed. 1 : 259. — *Sedum* subgen. *Aizoon* (Koch) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12 : 179.

Тип: *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich (=*Sedum aizoon* L.).

Содержит около 10 видов. Имеет сходные с родом *Hylotelephium* жизненные формы (Гончарова, 1997) и отличается от *Sedum* s. str. формой роста. Как и *Hylotelephium*, имеет 6 проводящих пучков в генеративных органах. Отличается от последнего архитектурой и типом облиственности соцветий. У представителей рода *Aizopsis* фрондозно-фрондулезные, фрондулезно-брактеозные щитковидные монотелические соцветия, состоящие из извилин. Цветки 5(6)-мерные. Лепестки желтые. Завязи сросшиеся в основании, горбатые с брюшной стороны. Основное хромосомное число 16 (Uhl, Moran, 1972). Близок к *Sedum* s. str.

Sect. 1. *Aizopsis*. — *Sedum* sect. *Aizoon* Koch ser. *Glabrae* Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 67, nom. invalid., diagn. ross. — *Sedum* sect. *Genuina* ser. *Aizoonta* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 29 : 143. — *Sedum* sect. *Aizoon* Koch ser. *Aizoonta* (Maxim.) Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 116.

Растения полностью голые. Вегетативное возобновление симподиальное.

1. *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich, 1984, Preslia, 56 : 37. — *Sedum aizoon* L. 1753, Sp. Pl. : 430. — *S. hyperaizoon* Kom. 1931, Bull. Jard. Bot. Princ. 30 : 201. — *Phedimus aizoon* (L.) Hart't, 1995 in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 168.

Описан из Сибири.

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур.

Общ. распр.: Зап. Сиб., Вост. Сиб., Монг., Корея, Маньчжурия, Япония, Китай.

2. *A. kamtschatica* (Fisch.) Grulich, 1984, Preslia, 56 : 37. — *Sedum kamtschaticum* Fisch. 1840, Index Sem. Hort. Petropol. 7 : 54. — *S. aizoon* L. subsp. *kamtschaticum*

(Fisch.) Fröd. 1931, Acta Horti Gotoburg. 6, append. : 79, pl. 46, figs. 604—608. — *Phedimus kamtschaticus* (Fisch.) Hart't, 1995 in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 168.

Описан по культурным образцам.

Ан., Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охот., Алд., Даур., Камч., Сев.-Сах., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах.

Общ. распр.: Корея, Маньчжурия, Япония, Китай.

3. *A. kurilensis* (Worosch.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 54. — *Sedum kurilense* Worosch. 1965, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 60 : 39. — *S. sikokianum* Maxim. subsp. *kurilense* (Worosch.) Worosch. 1985, Флорист. иссл. в разн. районах СССР : 174.

Тип: «Ins. Kurilensis, ins. Kunashir in saxis prope Gorjatchy pljash, 26 VII 1961 (sub N 10255) W. Woroschilov» (LE).

Южно-Кур.

Эндемик.

4. *A. maximowiczii* (Regel) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 54. — *Sedum maximowiczii* Regel, 1866, Gartenflora, 528 : 355. — *S. aizoon* subsp. *maximowiczii* (Regel) Worosch. 1985. Флорист. иссл. в разн. районах СССР : 173. — *S. litorale* Kom. 1931, Bull. Jard. Bot. Princ. 30 : 201. — *Phedimus litoralis* (Kom.) Hart't, 1995, in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 168. — *P. maximowiczii* (Regel) Hart't, 1995, l. c. : 168.

Описан из Уссур.

Уссур.

Эндемик.

В. Н. Ворошилов (1982) считает данный вид подвидом *Sedum aizoon*. Мы, следуя Безделевой (1995), считаем его самостоятельным, эндемичным для Маньчжурской флористической провиинции. Возможно, распространен на тихоокеанском побережье северных районов Кореи и Японии.

Анализ морфологических признаков показал, что *Aizopsis maximowiczii* четко отличается от *A. aizoon* широколанцетной, эллипсоидной формой листовой пластинки, часто супротивным (мутовчатым) листорасположением, оранжевато-желтыми цветками, микроморфологическими признаками семян — ориентацией, степенью срастания, высотой и характером утолщения выростов, формирующих продольно-гребенчатые структуры спермодермы. Кроме того, *A. maximowiczii* произрастает по морским побережьям. Поэтому разделение этих видов правомерно.

5. *A. middendorfiana* (Maxim.) Grulich, 1984, Preslia, 56 : 37.

Описан из Хабар.

5a. *A. middendorfiana* subsp. *middendorfiana*. — *Sedum middendorfianum* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 116. — *S. aizoon* var. *middendorfianum* (Maxim.) Fröd. 1931, Acta Horti Gotoburg. 5 : 80. — *Phedimus middendorfianus* (Maxim.) Hart't, 1995 in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 169.

Охот., Алд., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах.

Общ. распр.: Вост. Сиб., Корея, Маньчжурия, Китай.

5b. *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis* (Worosch.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 54. — *Sedum sichotense* Worosch. 1961, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 40 : 51. — *Phedimus sichotensis* (Worosch.) Hart't, 1995 in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 169.

Тип: «Южное Приморье, перевал из бассейна р. Судзухе, в бассейне р. Уссури, Вангоу—Чугуевка, 20 IV 1950, В. Васильев, Е. Волкова, Л. Иванина» (LE).

Уссур.

Эндемик.

В настояшее время самостоятельность этого таксона окончательно не выяснена, его часто объединяют с *A. middendorfiana* subsp. *middendorfiana*, широко распространенным в Хабаровском и Приморском краях и в Амурской обл. (Ворошилов, 1982; Безделева, 1995). Мы признаем названный таксон в качестве подвида и разделяем мнение Н. Н. Гурзенкова (1967) о том, что *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis* является узколокальным эндемиком южного Сихоте-Алиня, он отличается от *A. middendorfiana* subsp. *middendorfiana* формой роста и фенологическим спектром (Гончарова, 1996).

Sect. 2. *Villosae* (Boriss.) S. Gontch. 1999, Bull, Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 55. — *Sedum* sect. *Aizoon* ser. *Villosae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 117.

Тип: *Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich (=*Sedum selskianum* Regel et Maack).

Растения опушенные. Тип вегетативного возобновления (в отличие от sect. *Aizopsis*) — смешанный симподиально-моноподиальный, сходный с таковым у *Rhodiola* (Гончарова, 1997). Набор фенольных соединений своеобразный, отличный от такового у других секций и родов (Шнякина, 1979). Тип орнаментации тесты (многобугорчатый), свойственный *A. selskianum*, не встречается ни у одного из европейских и азиатских видов (Hart't, Berendsen, 1980).

6. *A. selskiana* (Regel et Maack) Grulich, 1984, Preslia, 56 : 37. — *Sedum selskianum* Regel et Maack, 1861 in Regel, Tent. Fl. Ussur. : 66. — *Phedimus selskianus* (Regel et Maack) Hart't, 1995 in H. Hart't et U. Eggli (eds), Evol. Syst. Crassulac. : 169.

Описан из Уссур. Синтип: «Мыс Унг-Бобозе на Уссури. 1859 г. Р. Маак» (LE).

Бур., Уссур. (южн., центр.).

Общ. распр.: Маньчжурия, Сев. Корея, Китай.

Представители *Sedoideae* широко распространены в пределах Голарктиса, преимущественно в субтропической и умеренной зонах Евразии. В ареале подсемейства четко выделяются 3 области, характеризующиеся наибольшим видовым разнообразием, — Восточно-Азиатская, Средиземноморская и Северо-Американская. В Циркумбореальной флористической области встречаются около 25 видов. Более многочисленны очитковые в Восточно-Азиатской (около 200 видов), Ирано-Туранской (около 125), Средиземноморской (80) флористических областях. Наибольшее число видов сосредоточено в Восточно-Гималайской (125) провинции Восточно-Азиатской флористической области, а также в Армено-Иранской (около 50) провинции Ирано-Туранской области.

Как отмечал Grulich (1984), процессы видообразования шли независимо в каждой из областей. Сравнение видовых списков толстянковых европейских, западно- и восточноазиатских флор (Борисова, 1939; Ohwi, 1965, и др.) показало, что лишь незначительное число видов являются общими для них, группа восточноазиатских *Sedoideae* четко географически обособлена. Границы ареалов видов рода *Aizopsis*, выделенного Grulich (1984), находятся главным образом в пределах Восточно-Азиатской флористической области, за исключением *A. aizoon* и *A. middendorfianum*, ареалы которых достигают Среднесибирской, Забайкальской и Северовосточносибирской провинции Циркумбореальной флористической области. Виды рода *Hylotelephium* более широко распространены и встречаются как в Старом, так и Новом Свете. Род представлен во всех 3 центрах видового разнообразия, однако, как показал анализ распространения дальневосточных *Hylotelephium*, только один вид (*H. triphyllum*) распространен практически по всему Голарктису от Северной Америки до Восточной Азии. *H. cyaneum* — единственный вид из дальневосточных *Hylotelephium*, встречающийся в Арктической флористической провинции, но большая часть его ареала приурочена к северо-восточной части Циркумбореальной области (Среднесибирской, Забайкальской и Северовосточносибирской провинциям) и к Восточно-Азиатской флористической области (Охотско-Камчатской, Маньчжурской, Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциям). *H. pallescens* распространен в Забайкальской и Маньчжурской провинциях. Наиболее многочисленны виды из обоих родов (10), имеющие ареал преимущественно в Манчжурской, Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциях Восточно-Азиатской флористической области.

Данное исследование было поддержано грантом губернатора Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. *Crassulaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—134.
Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. // Новости сист. высш. раст. 1969. Т. 6. С. 112—121.
Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.
Гнедков П. Н., Шретер А. И. Сравнительное химическое изучение некоторых видов семейства толстянковых // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 554—562.
Гончарова С. Б. Род *Sedum* L. (*Crassulaceae* DC.) российского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1996. 22 с.
Гончарова С. Б. Биоморфы рода *Sedum* L. (*Crassulaceae* DC.) и их эволюция (на примере видов российского Дальнего Востока) // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 43. С. 261—276.
Гурзенков Н. Н. Эндемы флоры Приморья и Приамурья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Владивосток, 1967. 22 с.
Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Горбунов Ю. Н. Химическое исследование некоторых видов *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их хемосистематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 3. С. 310—319.
Харкевич С. С. Введение // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 7—15.
Шнякина Г. П. Качественный состав фенольных соединений дальневосточных видов *Sedum* L. // Раст. ресурсы. 1979. Вып. 2. С. 280—291.
Berger A. *Crassulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. S. 352—483.
Candolle A. P. de. *Crassulaceae* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1828. Pars III. P. 381—414.
Eggli U., Hart't H., Nyffeler R. Toward a consensus classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 173—192.
Fröderström H. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Pt 1—4 // Acta Horti Gotoburg. 1930. 5 (app.). P. 1—75; 1931. 6 (app.). P. 1—111; 1932. 7 (app.). P. 1—125; 1935. 10 (app.). P. 1—262.
Gontcharova S. B. Conspectus of *Sedoideae* (*Crassulaceae*) of the Russian Far East // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1999. Ser. B. Vol. 25. P. 49—63.
Grulich V. Generic division of *Sedoideae* in Europe and adjacent regions // Preslia. 1984. Vol. 56. N 1. P. 29—45.
Ham R. C. H. J. van. Phylogenetic relationships in the *Crassulaceae* inferred from chroloplast DNA variation // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 16—30.
Hart't H. Intrafamilial and generic classification of the *Crassulaceae* // Там же. 1995. P. 151—158.
Hart't H., Berendsen W. Ornamentation of the testa in *Sedum* (*Crassulaceae*) // Plant Syst. Evol. 1980. Vol. 135. N 1-2. P. 107—117.
Hart't H., Eggli U. Introduction: evolution of *Crassulaceae* systematics // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 7—15.
Kitagava M. *Crassulaceae* // Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Vaduz, 1979. P. 342—348.
Noda M. Flora of the N.-E. province (Manchuria) of China. 1971. 1613 p.
Ohba H. The taxanomic status of *Sedum telephium* and its allied species (*Crassulaceae*) // Bot. Mag. Tokyo. 1977. N 90. P. 41—56.
Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1978. Sec. III. Vol. 12. N 4. P. 139—198.
Ohba H. Notulae Crassulacearum Asiae Orientalis (2) // J. Jap. Bot. 1993. Vol. 68. N 3. P. 149—155.
Ohba H. Systematic problems of Asian *Sedoideae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 151—158.
Ohwi J. *Sedum* // Flora of Japan. Tokyo, 1965. P. 693—694.
Schönland S. *Crassulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. Vol. 2a. S. 23—38.
Stevens J. F. Chemotaxonomy of the Eurasian *Sedoideae* and *Sempervivoideae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 45—75.
Uhl C. H., Moran R. Chromosomes of *Crassulaceae* from Japan and South Korea // Cytologia. 1972. N 37. P. 59—81.

Ботанический сад-институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 IX 1998

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (47) : 582.542.1

О. Ю. Уманец

ELYTRIGIA STRIATULA (*POACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

O. Yu. UMANETS. *ELYTRIGIA STRIATULA* (*POACEAE*), A NEW SPECIES FOR EASTERN EUROPE

Литоральный восточносредиземноморский вид *Elytrigia striatula* впервые найден в Восточной Европе (Причерноморье).

Ключевые слова: *Elytrigia striatula*, новая находка, Восточная Европа.

При исследовании растительности левобережья Нижнего Днепра (1997—1999 гг.) на литоральных песках северо-западного Причерноморья нами собраны образцы восточносредиземноморского вида *Elytrigia striatula* (Runemark) Holub, для территории Украины и Восточной Европы ранее не указывавшегося (Цвелев, 1974, 1976; Прокудин и др., 1977; Прокудин, 1987).

Elytrigia striatula (Runemark) Holub, 1974, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 9, 3 : 270. — *Elymus striatulus* Runemark, 1972, Bot. Not. (Lund), 125 : 419; Runemark, 1962, Hereditas, 48 : 548, nom. nud. — *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis subsp. *bessarabicus* var. *striatulus* (Runemark) Melderis, 1985, Fl. Turkey, 9 : 226.

Описан из Греции. Holotypus: «Graecia. Cyclades. Mikonos, 1960, Runemark et Nordenstam, LD: N16157» (Heneen, Runemark, 1972).

Распространение вида ограничено: он приводится только для побережья и островов Эгейского моря в пределах Греции, где произрастает на литоральных песках и галечниках (Heneen, Runemark, 1972). Предполагалось, что ареал вида может охватывать и Причерноморье (Heneen, Runemark, 1962 : 548).

Новые местонахождения. Северо-западное Причерноморье (Украина): Херсонская обл., Голопристанский р-н, о-в Тендра, морское побережье в 6 км западнее кордона «Тендра» Черноморского заповедника, 30 VI 1997, О. Уманец (LE); там же, морское побережье участка Потиевский Черноморского биосферного заповедника, 16 VII 1999, О. Уманец (гербарий Черноморского заповедника); Николаевская обл., Очаковский р-н, берег Кинбурнского п-ова со стороны Ягорлыцкого залива, западнее с. Покровка, 10 VIII 1999, О. Уманец (гербарий Черноморского заповедника).

Вид приурочен к морским песчано-ракушечниковым наносам, встречается спорадически в пределах берегового вала совместно с *Leymus sabulosus* Bieb., *Eryngium maritimum* L., *Elytrigia bessarabica* (Savul. et Rayss) Procud., *Artemisia trautvetteriana* Bess.

Является единственным диплоидом (2n = 14) в полиморфной секции *Junceae* (Prat) Tzvel. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 32. Это обеспечивает ему отмечаемую W. Heneen и H. Runemark (1972) морфологическую стабильность в пределах известного ранее ареала.

Исследованные нами образцы из северо-западного Причерноморья сходны с опубликованным изображением голотипа (Heneen, Runemark, 1972) и соответствуют приводимым диагностическим признакам, за исключением длины язычка, который у исследованных особей немного длиннее (1.5 мм дл.), чем указывается для этого вида его автором.

От близкого вида *Elytrigia bessarabica* (Savul. et Rayss) Prokud., с которым *E. striatula* в Причерноморской части ареала часто произрастает совместно, отличается значительно более мелкими размерами всего растения (20—30, а не 50—70 см выс.), значительно более плотной дерновиной с не всегда хорошо заметными корневищами, а также меньшей длиной колосков (7—12, а не 15—20 мм дл.), превышающих длину оси колоса, меньшей длиной язычка (1.5, а не 2.0—2.5 мм) и меньшим количеством (4—5, а не 7—12) жилок на нижней колосковой чешуе.

Обращает на себя внимание признак, хорошо заметный на изображении голотипа и проявляющийся у всех изученных образцов причерноморской части ареала: наличие в основании генеративных побегов серии темнеющих в районе сочленения с листовой пластинкой, вложенных друг в друга листовых влагалищ с укороченными (2.0—2.5 см дл.) листовыми пластинками, которые ко времени цветения вида обычно отламываются, в результате чего нижняя часть генеративных побегов кажется вздутой.

Совместное произрастание в северо-западном Причерноморье *Elytrigia striatula* и *E. bessarabica* при отсутствии в местах контакта гибридогенных форм свидетельствует об устойчивости диплоидной расы и неправомочности предпринятого A. Melderis (1978, 1980) сведения ее в синонимы второго вида.

Исследования поддержаны фондом WWF, Prince Bernard Scholarship (грант N 970533/01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петров О. А. и др. Злаки Украины. Киев, 1977. 518 с.

Прокудин Ю. Н. Сем. Злаки — *Poaceae* // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 432—496.

Цвелев Н. Н. Сем. Злаки — *Poaceae* // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Heneen W. K., Runemark H. Chromosomal polymorphism and morphological diversity in *Elymus rechingeri* // Hereditas. 1962. Vol. 48. P. 545—564.

Heneen W. K., Runemark H. Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean. I. *Elymus striatulus* sp. nov. // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. N 4. P. 419—429.

Melderis A. Taxonomic notes on the tribe *Triticae* (*Gramineae*), with special reference to the genera *Elymus* L. sensu lato, and *Agropyron* Gaertner sensu lato // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 76. P. 382—383.

Melderis A. Elymus L. // Florae Europaeae. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 192—198.

Черноморский биосферный заповедник
Голая Пристань, Украина

Получено 3 XII 1999

УДК 582.935 : 581.9 (571.6)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

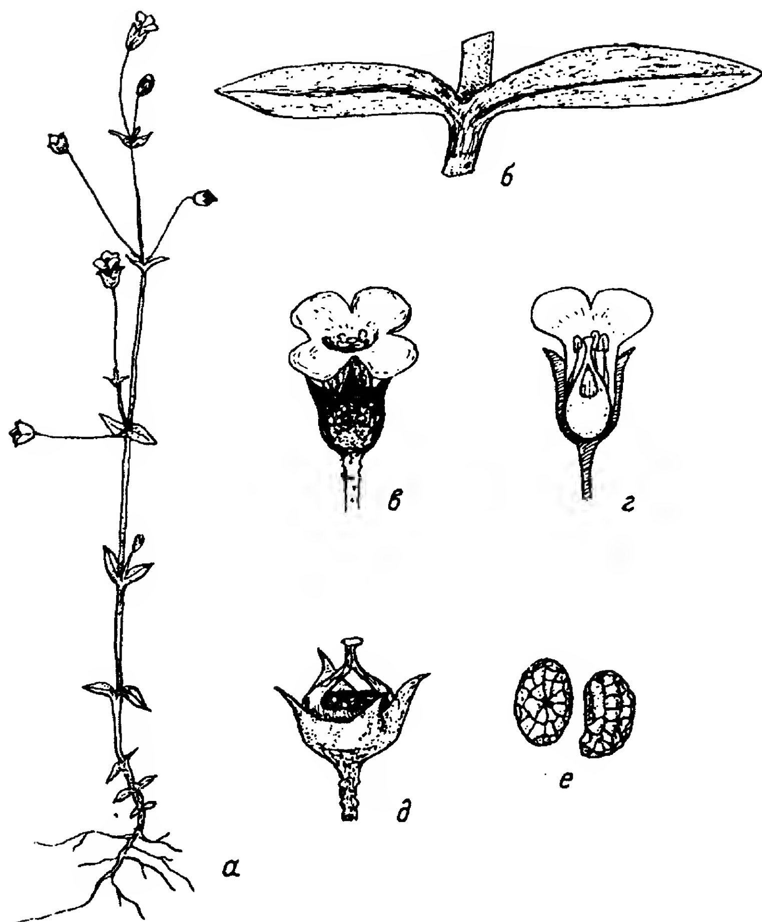
© А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова

НАХОДКА НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ *MITRASACME INDICA* ИЗ НОВОГО ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ СЕМЕЙСТВА *LOGANIACEAE*

A. E. KOZHEVNIKOV, Z. V. KOZHEVNIKOVA. THE FINDING OF *MITRASACME INDICA* (*LOGANIACEAE*, A NEW FAMILY TO RUSSIA) ON THE RUSSIAN FAR EAST

В Южном Приморье впервые обнаружен азиатско-австралийский (преимущественно западнопацифический) тропический род *Mitrasacme* из нового для флоры России сем. *Loganiaceae* (триба *Spigelieae*), представленный здесь видом *M. indica*. Приведены описания рода и вида, а также сведения о географическом распространении, условиях произрастания и родственных связях этих таксонов.

Ключевые слова: *Loganiaceae, Spigeliaceae, Spigelieae, Mitrasacme*, российский Дальний Восток.



Mitrasacme indica.

а — общий вид растения, ×1; *б* — часть стебля с листьями, ×8; *в* — общий вид цветка, ×7; *г* — продольный разрез цветка, ×7; *д* — плод и часть плодоножки с папиллами, ×7; *е* — семена, ×35.

Флористические исследования Хасанского р-на (Приморский край), расположенного на стыке государственных границ РФ с КНР и КНДР, регулярно, в том числе и в последние годы (Егорова, 1980; Коркишко, 1982; Кожевников, Коркишко, 1985; Пименов и др., 1985; Игнатов, 1986, и др.), приносят находки новых для флоры России и бывшего СССР восточно-азиатских, палеотропических и тропических родов и видов сосудистых растений. К их числу относится и наша новая находка — *Mitrasacme indica* Wight, сделанная в результате флористического обследования участка приморской равнины в окрестностях горы Голубиный Утес (180 м над ур. м.).

Выявленная в Приморском крае популяция *M. indica* — самая северная в ареале этого преимущественно тропического вида, проникающего в Восточную Азию вдоль побережий Тихого океана. Растение представлено относительно незначительным количеством экземпляров — обнаружено несколько небольших групп особей, произраставших на сырых, неплотно задернованных участках с луговой растительностью на низкой песчаной приморской террасе у подошвы горы Голубиный Утес.

Кроме новых вида и рода находка *M. indica* на южной оконечности российского Дальнего Востока добавляет к флоре России еще и новое сем. *Loganiaceae* R. Br. ex C. Mart. (Martius, 1827), представители которого распространены преимущественно в тропических и субтропических областях земного шара, и лишь немногие его виды

проникают в умеренные широты. Логаниевые — весьма разнородная группа, занимающая по ряду признаков промежуточное положение между отдельными семействами порядка *Gentianales* (*Rubiaceae, Gentianaceae, Apocynaceae*), и иногда подразделяется на ряд самостоятельных семейств (Имханицкая, 1981; Тахтаджян, 1987; Brummitt, 1992; Takhtajan, 1997). В современной трактовке сем. *Loganiaceae* (включая *Desfontainiaceae, Plocospermataceae, Spigeliaceae* и др.) (Brummitt, 1992) охватывает около 20 родов и 400—500 видов.

Род *Mitrasacme* Labill. относится к трибе *Spigelieae* Dumort. (Leeuwenberg, Leenhouts, 1980), которую иногда выделяют в особое сем. *Spigeliaceae* C. Mart. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997). В трибе 3 рода (*Spigelia* L., *Mitreola* L., *Mitrasacme*) и 95—97 видов (Wielgorskaya, 1995; Takhtajan, 1997; Имханицкая, неопубл. данные), представленных на Мадагаскаре, в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии, Новой Гвинее, Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Новой Каледонии, на Каролинских о-вах, в Северной и Южной Америке. Через род *Mitrasacme* триба имеет тесные филогенетические связи с *Mitrasacmopsis* Jovet из трибы *Hedyotieae* (*Rubiaceae*).

Поскольку род *Mitrasacme* до сих пор для территории РФ (и бывшего СССР) не отмечался (Сосудистые..., 1985—1996; Черепанов, 1995), считаем целесообразным привести общую информацию об этом таксоне, а также дать изображение и краткое описание *Mitrasacme indica*, составленное как по литературным данным, так и по собственным гербарным сборам и наблюдениям. Рисунок и размеры в описании приведены по образцам растений, собранным в Приморском крае: «...Хасанский р-н, 8 км к востоку от пос. Хасан, гора Голубиный Утес (180 м) — восточное подножие, сырой злаково-разнотравный луг по низкой приморской террасе, вдоль грунтовой зарастающей дороги, на супесчаных участках, редко (группами), alt. 1.0—1.5 м над ур. м., 13 VIII 1994, № 159-2, А. Кожевников, З. Кожевникова; ...сырой злаково-осоковый луг у озера под скалистым склоном, на песчаном субстрате, редко, 3—5 м над ур. м., 22 VIII 1994, № 159-3, А. Кожевников, З. Кожевникова» (LE, MW, MHA, VLA).

Mitrasacme Labill. 1805, Nov. Holl. Pl. Specim. 1 : 35, tab. 49. — Митрасакма.

Однолетние или многолетние травы. Листья мелкие, цельные, супротивные; черешки срастаются и образуют короткое влагалище. Цветки белые или желтоватые, мелкие, 4-членные, от одиночных и пазушных до многочисленных, в верхушечных или пазушных метелках или зонтиках. Чашечка колокольчатая, остающаяся при плодах, с 4, редко с 2 лопастями. Венчик колокольчатый, с 4 лопастями. Тычинок 4, прикрепленных к трубке венчика; пыльники обычно не выступают из трубки. Завязь 2-гнездная, с многочисленными семязачатками в каждом гнезде; столбик 1, остающийся, в нижней части продольно расщепленный от основания вверх; рыльце головчатое или едва двулопастное. Плод — коробочка с усеченной и двураздельной верхушкой; семена мелкие.

В роде около 40 видов (Leeuwenberg, Leenhouts, 1980; Wielgorskaya, 1995), распространенных на островах и побережье юго-западной части Тихого океана от Новой Зеландии и Тасмании до центральной Японии и Кореи, но преимущественно в Австралии; несколько видов произрастают на тихоокеанских островах и в тропической Азии. В Японии и Корее известно только 2 однолетних вида (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; T. Lee, 1993; Yamazaki, 1995; Y. Lee, 1996).

Виды митрасакмы не известны в северо-восточном Китае (Kitagawa, 1979; Clavis..., 1995). Представители этого рода не указываются В. Л. Комаровым (1949, 1950а, б) для Маньчжурии; они также отсутствуют и в пределах северной части п-ова Корея, относящейся к Маньчжурской флористической провинции.

В ответ на наш запрос профессор Сеульского национального университета Chin-Sung Chang любезно сообщил, что *M. indica* в Корее распространен только в средней части п-ова Корея (преимущественно близ г. Сеула), расположенной на рубеже субтропического и умеренного климатического поясов. В Японии основная область распространения этого вида также связана главным образом с ее субтропи-

ческими районами (острова Хонсю, Сикоку, Кюсю и Рюкю). Таким образом, выявленная на юге Приморья популяция *M. indica* приблизительно на 600—700 км оторвана от ареала этого вида в Корее.

Mitrasacme indica Wight, 1850, Icon. Pl. Ind. Orient. 4, 4 : 15, tab. 1601. — *M. alsinoides* R. Br. var. *indica* (Wight) Hara, 1955, Journ. Jap. Bot. 30, 1 : 24. — Митрасакма индийская (см. рисунок).

Растение (3)5—10 см выс., однолетнее. Стебли тонкие, 4-гранные, гладкие или в области соцветия покрыты мелкими рассеянными сосочками (папиллозные), прямостоячие, неразветвленные. Листья до 5(6) мм дл. и 1.0—1.5 мм шир., линейные или ланцетовидные, наверху заостренные и часто с коротким остроконечием, по краю с узким бесцветным окаймлением, гладкие, реже с единичными мелкими щетинками, супротивные, сидячие, в нижней части срастающиеся и формирующие короткое влагалище. Цветки около 2.5—3.0 мм дл. и 2.0—2.5 мм в поперечнике, в количестве (1)3—5(7), белые, расположены в верхней части растения по одному в пазухах стеблевых листьев на сильно отклоненных (часто почти горизонтально) рассеянно (но под цветками более или менее густо) папиллозных цветоножках до 7—12 мм дл. Чашечка колокольчатая, с трубкой около 1.5 мм дл., с 4 заостренными дельтовидно-ланцетными долями около 1 мм дл., голая или в нижней части более или менее папиллозная. Венчик колокольчатый, с 4 продолговато-округленными долями около 1.0—1.5 мм дл. Тычинок 4, 1.0—1.2 мм дл., прикрепленных к нижней части трубки венчика, короче трубки; пыльники около 0.3 мм дл. Столбик 1, аркообразно расщепленный внизу и на 1/3 длины в верхней части цельный, около 1.2 мм дл.; рыльце головчатое. Коробочка около 2 мм дл. и 2.0—2.2 мм шир., шаровидная, наверху усеченная и двураздельная; столбик неопадающий, до созревания семян остается соединенным в области рыльца. Семена около 0.3 мм дл., многочисленные, эллипсоидальные, многогранные (крупносетчатые). Цв. VIII. Пл. VIII—IX.

Число хромосом неизвестно.

Географическое распространение: Южная (Индия), Восточная (Китай, Тайвань, Япония, Корея), Юго-Восточная (Филиппинские о-ва, п-ов Индокитай, Малайзия, Новая Гвинея) Азия; Сев. Австралия, Новая Зеландия (Leenhouts, 1962 : 384, fig. 44).

Наши образцы почти не отличаются от японских и корейских. Насколько можно судить по описаниям (Ohwi, 1965; Yamazaki, 1995), они имеют только несколько меньшие общие размеры растения — (3)5—10 (а не 3—20) см выс. От *M. pygmaea* R. Br. — второго представителя этого рода в Японии и Корее — *M. indica* отличается более или менее равномерно облиственными по всей длине почти гладкими (голыми) стеблями (а не папиллозно-волосистыми стеблями с листьями, сосредоточенными только в нижней части стебля) (То Бон Соб и др., 1958; Ohwi, 1965; T. Lee, 1993; Yamazaki, 1995; Y. Lee, 1996).

Общий характер географического распространения *M. indica* в бассейне Японского моря и его произрастание на морском побережье в южной части Приморья, а также анализ особенностей распространения ряда тропических, палеотропических и восточно-азиатских видов сосудистых растений (*Carex scabrifolia* Steud., *Erigeron ocharae* (Nakai) Botsch., *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch., *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi, *Pycreus polystachyos* (Rottb.) Beauv., *Zoysia japonica* Steud. и др.), известных в настоящее время из единичных местонахождений в южной части российского Дальнего Востока, на наш взгляд, убедительно свидетельствует о том, что произрастание *Mitrasacme indica* в окрестностях горы Голубиный Утес имеет естественное происхождение. Возможно, что в период голоценового оптимума морские побережья Восточной Азии служили одним из основных путей продвижения этих видов на север.

Авторы благодарны Н. Н. Имханицкой за ценные замечания и дополнения, сделанные при подготовке и оформлении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Pycreus polystachyos (Rottb.) Beauv. (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1980. Т. 17. С. 96—99.

Игнатов М. С. Deinostema violacea (Maxim.) Yamazaki (*Scrophulariaceae*) — новый вид и род для флоры СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 136—138.

Имханицкая Н. Н. Семейство Логаниевые — *Loganiaceae* // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. С. 350—353.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Ч. 1—3 // Избр. соч. М.; Л., 1949. Т. 3. 526 с.; 1950а. Т. 4. 768 с.; 1950б. Т. 5. 816 с.

Кожевников А. Е., Коркишко Р. И. Carex holotricha Ohwi — новый вид для флоры СССР // Бюл. ГБС АН СССР. 1985. Вып. 135. С. 32—36.

Коркишко Р. И. Atragene koreana (*Ranunculaceae*) — новый вид для флоры СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 116—117.

Пименов М. Г., Коркишко Р. И., Клюйков Е. В. Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 398—400.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1989. Т. 1—4. СПб., 1991—1996. Т. 5—8.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

То Бон Соб, Сим Хак Чжин, Им Рок Чжэ. Иллюстрированная книга корейских растений. Пхеньян, 1958. 522 с. (На кор. яз.).

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. Kew, 1992. 804 p.

Clavis plantarum Chinae Boreali-Orientalis / Ed. by Fu P. Pekin, 1995. 1006 p. (На кит. яз.).

Lee T. B. Illustrated flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p. (На кор. яз.).

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1238 p. (На кор. яз.).

Leenhouts P. W. Loganiaceae // Flora Malesiana. Groningen, 1962. Ser. 1. Vol. 6. Pt 2. P. 293—387.

Leeuwenberg A. J. M., Leenhouts P. W. Taxonomy [of the *Loganiaceae*] // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Berlin, 1980. Bd 28b. S. 8—96.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Martius C. F. P. Nova genera et species plantarum guas in itinere per Brasiliam... München, 1827. Vol. 2. Pt 2. P. 69—148.

Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora, or, the vascular plants indigenous to Korea, arranged in new natural order // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1952. N 31. P. 1—152.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1081 p.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of seed plants / Consulting Editor A. Takhtajan. New York, 1995. 570 p.

Yamazaki T. Loganiaceae // Flora of Japan. 2nd ed. Vol. IIIa. Tokyo, 1995. P. 136—138.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 11 V 1999

SUMMARY

In the south part of Primorsky Territory, near the frontier with Korean People's Democratic Republic, the specimens of *Mitrasacme indica* Wight were collected. It is the first and single finding of this mainly Australian genus and South-Western Pacific Ocean species as well as the family *Loganiaceae*, tribe *Spigelieae* in Russia. The plants are found on the territory of Khasansky District on low coastal plain at the eastern foot of the Mt. Golubiny Utyos (180 m). They grew on waste sandy places among wet grassland. The population of this species in Primorsky Territory is situated 600—700 km northwards of the main area of *M. indica* in Korea. The specimens of *M. indica* from Primorsky Territory are distinguished from the plants growing in Japan and Korea by smaller sizes of their stems only.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 581.5

ГАЛИНА МИХАЙЛОВНА ЛАДЫГИНА (1929—1989)

(к 70-летию со дня рождения)

S. S. IKONNIKOV, E. I. RACHKOVSKAYA, E. A. VOLKOVA. GALINA MIKHAJLOVNA LADYGINA (1929—1989) (ON THE OCCASION OF HER 70th BIRTHDAY)

В 1999 г. исполнилось бы 70 лет Галине Михайловне Ладыгиной — геоботанику, знатоку растительности Средней Азии.



Г. М. родилась в г. Ленинграде 11 января 1929 г. Здесь она пережила блокаду и в конце ее была эвакуирована по льду Ладожского озера на Северный Кавказ, где попала в немецкую оккупацию. В конце войны она вернулась в Ленинград. Закончив школу, Г. М. поступила на кафедру ботанической географии географического факультета Ленинградского государственного университета. В 1954 г. после окончания университета она была приглашена К. В. Станюковичем на работу на Памирскую биологическую станцию АН Таджикской ССР. Романтика высокогорий с первого года очаровала Г. М. С самого начала работы ей выпали суровые испытания — она была оставлена на зимовку. Темой исследований Г. М. были высокогорные полыни Памира, а для начала — выяснение возраста многолетних полыней по годичным кольцам. Эта работа была успешно сделана, и в итоге ее появилась первая печатная работа Г. М. о полынях (1959).[1]

В дальнейшем Г. М. заинтересовалась высотным распределением видов полыней, особенно доминантов растительных сообществ. Она также становится помощником К. В. Станюковича при крупномасштабном картировании растительности Памира. Ежегодно, с 1955 по 1968 г. проводилось картирование той или иной долины Памира и Бадахшана. На базе богатого полевого материала в 1964 г. Г. М. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Полынники горного Бадахшана», в которой провела анализ как систематического состава полыней, так и их высотного распределения.

В 1968 г. Г. М. перешла на работу в Лабораторию географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В эти годы начинались работы по созданию карты растительности Средней Азии.

Начиная с 1970 г. Г. М. проводила экспедиционные исследования в горных регионах Средней Азии и Казахстана. Ею было организовано 8 картографических экспедиций, во время которых были сделаны сотни геоботанических описаний и собраны десятки тысяч гербарных образцов. Маршруты экспедиций проходили по следующим горным хребтам.

[1] Список работ Г. М. Ладыгиной опубликован в Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 98—102.

1970 г. — горы Сюгаты, Кетмень, Чу-Илийские; хребты Джунгарский, Заилийский, Киргизский, Таласский, Сусамырский, Молдо-Тоо, Сонкуль-Тоо, Нарын-Тоо, Атбаши, Кокшаал-Тоо, Терскей, Кюнгей.

1971 г. — хребты Киргизский, Таласский, Чаткальский, Алайский, Сарыкольский; горы Памира.

1972 г. — хребты Заилийский, Киргизский, Терскей, Нарын-Тоо, Молдо-Тоо, Ферганский; Чу-Илийские горы.

1973 г. — хребты Ферганский, Алайский, Сусамырский, Таласский, Сонкуль-Тоо, Байдулы, Атбаши, Джакан-Тоо, Торугарт.

1974 г. — центральный и западный Копетдаг.

1976 г. — хребты Туркестанский, Зеравшанский, Гиссарский, Петра I, Каратегинский, Алайский, Заалайский.

1979 г. — горы Сюгаты, Кетмень; хребты Заилийский, Терскей, Кюнгей, Куйлю, Иныльчек, Байдулы, Байбиче-Тоо, Молдо-Тоо, Ферганский, Алайский, Заалайский.

1981 г. — хребты Киргизский, Сонкуль-Тоо, Сусамырский, Таласский, Молдо-Тоо, Ферганский.

Результаты этих работ были воплощены в 2 крупных картографических произведениях: «Карта растительности СССР» м. 1 : 4 000 000 для вузов (1990), «Карта растительности Средней Азии и Казахстана» м. 1 : 2 500 000 (1995). Кроме того, ею выполнена оригинальная работа по составлению карты зон и типов поясности растительности Средней Азии и Казахстана, переданная в МГУ.

Растительность горных систем отличается очень сложной пространственной структурой и богатым флористическим составом сообществ. Для отражения растительного покрова на картах Г. М. разработала научную концепцию, которая базировалась на показе закономерностей вертикальной поясности растительности и ее региональных особенностей.

Для целей картографирования было необходимо на единых принципах систематизировать имеющийся литературный, описательный и картографический материал. В связи с этим возникла необходимость пересмотра традиционных представлений о классификации основных типов растительности гор. Нельзя не отметить, что именно среднеазиатский регион многие годы «поддерживал» среди ботаников разногласия по поводу выделения типов растительности. Г. М. использовала широкую трактовку понятия «тип растительности», предложенную В. Б. Сочавой, допускающую возможность включения в один тип растительности растений разных жизненных форм. На карте выделены 13 типов растительности. Особое внимание было обращено на обоснование 2 дискуссионных типов: саванноидов и фриганоидов.

В качестве основного критерия для установления саванноидного типа растительности Г. М. была принята характерная синузия (эфемерово-эфемероидная), показывающая общность редколесных, кустарниковых и полукустарниковых сообществ. Тип фриганоидной растительности трактуется как горный тип растительности, включающий склерофитные редколесные, кустарниковые, полукустарничковые, колючетравные сообщества с дерновиннозлаковой синузией. Такой подход позволил выявить картину распределения в горах экологически сходных сообществ.

Большое значение Г. М. придавала сведению всех материалов в четкую табличную форму, что позволяет показать принадлежность картографических единиц к региональным высотным подразделениям и представить общую структуру поясности. Благодаря серьезной проработке материала на картах четко прослеживается долготный рубеж в растительности, обусловленный изменением степени континентальности климата и наличием различных режимов увлажнения: восточно-средиземноморского с зимне-весенним циклом выпадения осадков и центральноазиатского с весенне-летним, а также выявляется структура поясности для различных горных систем.

Знаменитый картограф И. П. Заруцкая, увидев макет карты горной растительности Средней Азии и Казахстана для вузов, выполненный Г. М., отметила, что она

впервые видит карту, где структура поясности для этого сложнейшего региона столь четко видна.

Огромная работа по обобщению авторских материалов и региональных карт, представленных большим коллективом ботаников из союзных республик, была осуществлена Г. М. при составлении карты растительности Средней Азии и Казахстана м. 1 : 2 500 000. Благодаря хорошему знанию флоры и растительности всего региона, полученному Г. М. в многочисленных экспедициях, легенда к этой карте очень информативна и является по существу кратким конспектом растительности горных территорий этого региона. Она насчитывает 89 номеров и 103 географических (региональных) варианта. Текстовые пояснения в легенде отличаются значительной флористической насыщенностью и продуманным набором дифференциальных видов.

На основе карты коллективом авторов создана схема ботанико-географического районирования пустынных и горных территорий, представленная на карте в виде врезки. Для горных систем и предгорий это районирование выполнено Г. М. Представленный ею проект районирования по-новому раскрывает ботанико-географические закономерности этого интереснейшего региона. Дано подразделение на 2 подобласти — Ирано-Туранскую и Центральноазиатскую, выделены 13 горных провинций и 8 подпровинций. Новым в сравнении с ранее предложенными схемами ботанико-географического районирования является показ подпровинций подгорных равнин.

Следует остановиться еще на одной стороне научной работы Г. М. Еще при сборе гербарного материала в ходе написания диссертации по полынникам Горного Бадахшана выяснилось, что виды полыней, особенно подрода *Seriphidium*, недостаточно четко выделены во «Флоре СССР» П. П. Поляковым (1960). Пришлось Г. М. браться за гербарные образцы и изучать их (как типовые, так и по определениям крупнейшего специалиста по ним И. М. Крашенинникова). Г. М. сделала массу морфологических анализов полыней. В ходе этой работы был выделен намеченный И. М. Крашенинниковым бадахшанский вид *Artemisia leucotricha* Krasch. ex Ladyg. Позднее вместе с Н. С. Филатовой Г. М. выделила и опубликовала еще 3 новых вида полыней. Ею также был подготовлен ряд эксикат по полыням для издания в «Списке гербария флоры...», которые частично были опубликованы посмертно (1990, 1992). В целом в области систематики полыней Г. М. развивала идеи И. М. Крашенинникова о сериях среди «серифидиевых» полыней, выявляя высотные ряды среди них.

Труды Г. М. нашли высокую оценку и за рубежом. Так, при характеристике растительности Памира H. Walter в своей книге «Die Vegetation der Erde» использовал ее работу 1966 г.

Виды полыней, опубликованные Г. М. Ладыгиной

Artemisia leucotricha Krasch. ex Ladygina, 1965. Новости сист. высш. раст. 2 : 246.
A. elongata Filat. et Ladygina, 1981. Там же. 18 : 225.
A. fulvella Filat. et Ladygina, 1981. Там же. 18 : 227.
A. nigricans Filat. et Ladygina, 1982. Там же. 19 : 180.

Виды, названные в честь Г. М. Ладыгиной

Artemisia galinae Ikonn. 1992. Новости сист. высш. раст. 28 : 156.
Eremogone ladyginae Ikonn. 1992. Там же. 28 : 157.
Silene ladyginae Lazkov, 1993. Там же. 29 : 67.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники и фитоинтродукции НАН
Республики Казахстан
Алма-Ата

Получено 17 XII 1999

ХРОНИКА

УДК 0.61.3 (100) : 58 «1999» (083.72)

О РАБОТЕ И РЕШЕНИЯХ НОМЕНКЛАТУРНОЙ СЕКЦИИ XVI МЕЖДУНАРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО КОНГРЕССА (Сент-Луис, июль—август 1999 г.)

T. V. EGOROVA. ON THE WORK AND DECISIONS OF THE NOMENCLATURE SECTION OF THE XVI INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (SAINT LOUIS, JULI—AUGUST 1999)

Заседания Номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (МБК) проходили с 26 по 30 июля 1999 г. в г. Сент-Луисе (США) на территории Миссурийского ботанического сада в Риджвей-центре (Ridgeway Center) в большой лекционной аудитории.

Работа Номенклатурной секции в соответствии с установившейся традицией происходила до официального открытия конгресса, которое состоялось 1 августа в Америка-центре г. Сент-Луиса. Во время регистрации каждый зарегистрированный член Номенклатурной секции получал белую карту, дающую ему право на 1 голос при голосовании. Если этот член был, кроме того, официальным делегатом от одного или более ботанических учреждений, то при предъявлении соответствующих мандатов он помимо белой карты получал красные и (или) желтые карты с дополнительными голосами от учреждений. Так, автор этой статьи, будучи официальным делегатом от Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, С.-Петербургского государственного университета, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), Центрального Сибирского ботанического сада (г. Новосибирск) и Института ботаники НАН Армении (г. Ереван), имела максимально возможное число голосов — 14. Следует пояснить, что количество голосов для учреждений устанавливается Международным Генеральным комитетом по ботанической номенклатуре и Номенклатурным бюро предстоящего МБК (в данном случае XVI МБК), и соответствующая информация заблаговременно посылается руководителям этих учреждений. Гербарию Ботанического института им. В. Л. Комарова было предоставлено 7 голосов, как и 12 другим крупнейшим гербариям мира — Берлина, Вашингтона, Женевы, Копенгагена, Кью, Лейдена, Лондона, Нью-Йорка, Пекина, Сент-Луиса, Стокгольма и Хельсинки. Меньшее число голосов (6—1) получили все остальные учреждения.

Номенклатурная секция XVI МБК включала 297 зарегистрированных членов,[1] которые помимо своих персональных голосов имели 494 голоса, делегированные им различными учреждениями. По мнению F. Barrie и W. Greuter (1999), эта Секция была, вероятно, самой представительной из всех предыдущих. Для сравнения отметим, что Номенклатурная секция XV МБК (Токио, 1993 г.) была представлена 95 членами.

Из стран СНГ в заседаниях Номенклатурной секции участвовали **Т. В. Егорова** (Россия, Санкт-Петербург), **М. В. Агабабян** (Армения, Ереван) и **В. Д. Гаджиев** (Азербайджан, Баку).

Президентом Номенклатурной секции XVI МБК был **H.-M. Burdet** (Швейцария), главным докладчиком (Rapporteur-général) — **W. Greuter** (Германия), заместителем главного докладчика (Vice-rapporteur) — **D. Hawksworth** (Великобритания), рекордером (Recorder) — **F. Barrie** (США), вице-президентами — **R. Brummitt** (Великобритания), **Т. Егорова** (Россия), **K. Iwatsuki** (Япония), **R. Korf** (США) и **J. McNeill** (Великобритания).

Основной задачей Номенклатурной секции было обсуждение 216 предложений по улучшению (дополнению, изменению или исправлению) последнего (Токийского) Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН) (International..., 1994; Международный..., 1996) и проведение голосования по ним. Эти предложения, публиковавшиеся многими авторами в

[1] Приведенные здесь и далее цифровые данные заимствованы из работы F. Barrie и W. Greuter (1999).

журнале «Taxon» в течение 1994—1998 гг., были сведены в «Synopsis of proposals on botanical nomenclature — St. Louis 1999», составленный W. Greuter и D. Hawksworth (1999) и напечатанный вместе с комментариями этих авторов в первом номере названного журнала за 1999 г. В марте 1999 г. этот «Synopsis...» вместе с обширным бюллетенем для предварительного почтового голосования (Preliminary mail vote) по всем 216 предложениям был разослан секретариатом W. Greuter из Берлина членам постоянных номенклатурных комитетов, членам Международной ассоциации по таксономии растений (IAPT) и авторам предложений, с тем чтобы эти лица до конца мая прислали свои заполненные бюллетени в Чикаго, где F. Barrie должен был определить результаты голосования.

Из ботаников СНГ в предварительном голосовании участвовали **К. Л. Виноградова** (БИН РАН) — член Комитета по водорослям, **Т. В. Егорова** (БИН РАН) — член Комитета по семенным растениям, **Ю. Л. Меницкий** (БИН РАН) — член Генерального комитета, **М. В. Агабабян** (Институт ботаники НАН Армении), **Э. Ц. Габриэлян** (Институт ботаники НАН Армении), **М. Г. Пименов** (МГУ), **А. Н. Сенников** (БИН РАН) — члены IAPT.

Интересно отметить, что из 1161 разосланного из Берлина бюллетеня только 229 (20 %) были получены в Чикаго, причем 66 — по факсу. Возможно, по факсу могло быть получено больше бюллетеней, но незадолго до окончания срока голосования изменился его номер, о чем, как указывают F. Barrie и W. Greuter (1999), было сообщено в Интернет. Это изменение коснулось названных выше сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова и М. Г. Пименова (МГУ им. М. В. Ломоносова), которые после многих неудачных попыток послать свои бюллетени по указанному ранее факсу наконец смогли передать их в Чикаго, узнав о новом номере в Оргкомитете XVI МБК (Миссурийский ботанический сад, г. Сент-Луис). Низкий процент полученных бюллетеней нельзя объяснить только почтовыми сбоями. В большей мере он обусловлен нелегким трудом по изучению 216 предложений и сравнению их с текстом Кодекса.

Анализ бюллетеней по предварительному почтовому голосованию показал, что из Северной Америки поступило 102 бюллетеня (45 % от общего числа полученных), из Европы — 95 (41 %), из Центральной и Южной Америки — 12 (5 %), из Австралии — 11 (5 %), из Азии — 7 (3 %) и из Африки — 2 (1 %). В число стран, из которых было получено 10 и более бюллетеней, вошли США (99 бюллетеней), Великобритания (32), Германия (18), Нидерланды (10) и Австралия (10).

Таблицы с результатами предварительного голосования были розданы членам Номенклатурной секции. (Они теперь опубликованы, см.: Barrie, Greuter, 1999). Окончательное решение по номенклатурным предложениям, включенным в упомянутый выше «Synopsis...», должна была вынести Номенклатурная секция. Как и на предыдущих конгрессах, было решено не обсуждать и считать отвергнутыми те предложения, которые при предварительном почтовом голосовании получили 75 % и более отрицательных голосов. Таких предложений оказалось 33. Что касается остальных из 216 предложений, то, согласно регламенту, предложение должно считаться принятым Номенклатурной секцией, если за него было подано не менее 60 % голосов при карточном голосовании или проголосовало явное большинство членов Секции при ручном голосовании. Карточное голосование осуществлялось двумя способами: путем поднятия карт или для более точного определения результатов голосования путем отрывания от них маленьких карточек и опускания их в коробки с надписями «YES» и «NO».

Предложения обсуждались в порядке их расположения в «Synopsis...». Каждое предложение вначале комментировалось главным докладчиком W. Greuter, затем обсуждалось выступавшими членами Номенклатурной секции, после чего проходило голосование по нему.

Номенклатурная секция приняла на своих заседаниях 68 предложений (31 % от их общего количества), 11 предложений (5 %), кроме того, было передано в Редакционный комитет для их доработки. 106 предложений (49 %) было отвергнуто; в их число входят упомянутые выше 33 предложения, не прошедшие уже при предварительном голосовании, а также 33 отозванных (withdrawn) предложения (23 из них переданы в соответствующие Специальные комитеты для дальнейшего рассмотрения). Часть из отозванных предложений были на заседании Секции заменены другими, которые были приняты (о таких предложениях будет сказано ниже).

Данные о решениях Номенклатурной секции по каждому из предложений, содержащихся в «Synopsis...», представлены в виде таблицы в работе F. Barrie и W. Greuter (1999).

Из предложений, которые не были приняты Номенклатурной секцией, следует отметить ряд наиболее интересных.

Не было принято предложение **L. Borgen**, **W. Greuter** и др. об обязательной регистрации новых названий растений как дополнительном условии их действительного обнародования. Следует напомнить, что положение о регистрации было введено в International code of botanical nomenclature (Tokyo code) (1994) (статьи 32.1, 32.2 и 45.2), но оно должно было вступить в силу, в случае его принятия XVI МБК, с 1 января 2000 г.

В преддверии регистрации Международной ассоциацией по таксономии растений (IAPT) в лице ее Генерального секретаря W. Greuter, E. von Raab-Straube и др. была проведена огромная подготовительная работа по организации во многих странах мира Национальных служб регистрации новых названий растений, предоставлению аккредитованного статуса периодическим изданиям (см.: Егорова, 1998; Егорова и др., 1999), техническому обеспечению доступности информации о зарегистрированных названиях (Borgen et al., 1997) и проведению пробной регистрации (Borgen et al., 1997; Greuter, Raab-Straube, 1998). Аккредитованный статус получили 207 периодических изданий разных стран (Raab-Straube, 1999) (в том числе российские: «Ботанический журнал», «Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии», «Turczaninowia», «Новости систематики высших растений» и «Новости систематики низших растений»), что свидетельствует об одобрении регистрации редакторами этих изданий.

Вопрос о регистрации дискутировался в печати и получил разную оценку: положительную (Wilson, 1997; Smith, Germishuizen, 1998), в основном положительную (кроме правила о том, что датой действительного обнародования названия будет дата его регистрации) (Егорова и др., 1999; Egorova et al., 1999), негативную (Anderson, Buck, 1998; Eggli, 1998; Turland, Davidse, 1998; Турланд, Дэвидси, 1999; Brummitt, 1999).

Предложения об обязательной регистрации получили 72—74 % отрицательных голосов при предварительном почтовом голосовании, причем со стороны американских ботаников их было значительно больше, чем со стороны европейских, австралийских и азиатских (Barrie, Greuter, 1999). Поскольку предложения о регистрации получили менее 75 % отрицательных голосов, то, согласно регламенту, они могли обсуждаться на Номенклатурной секции. Но обсуждения фактически не было, и нельзя не согласиться с мнением F. Barrie и W. Greuter (1999), что невозможно объяснить этот феномен тем ботаникам, кто не присутствовал на этом заседании. Предложения о регистрации были отозваны, и тем самым они вошли в число предложений, не принятых Секцией. При карточном голосовании прошло, получив 64 % голосов, поступившее прямо на заседании Секции предложение **N. Turland** — исключить все положения о регистрации, введенные в Кодекс предыдущим XV МБК, и не оставлять их там до рассмотрения следующим XVII МБК. Не исключено, однако, что, несмотря на такое решение, вопрос об обязательной регистрации новых названий растений может быть в дальнейшем поднят вновь и получить одобрение, и тогда большой труд многих людей, затраченный на подготовку этого безусловно полезного процесса, не окажется напрасным. А пока целям обеспечения доступности информации о новых названиях растений будут служить принятые Секцией предложения **W. Gams**, которые войдут в новый МКБК в качестве следующих советов.

> Совет 30В.1. Авторам настоятельно рекомендуется обнародовать новые названия и новые комбинации в периодических изданиях, регулярно публикующих статьи по таксономии растений, или посылать копии своих работ в соответствующие информационные (индексирующие, indexing) центры.
>
> Совет 30С.1. Авторам и редакторам настоятельно рекомендуется перечислять номенклатурные новинки в резюме, реферате или в названии публикации.

Уже после Конгресса, в ноябре 1999 г. **E. von Raab-Straube** в официальных письмах IAPT редакторам периодических изданий сообщил адреса индексирующих центров, где будет собираться информация о новых названиях таксонов, и выразил надежду, что редакторы этих изданий будут посылать их в данные центры. Эти адреса приведены в «Ботаническом журнале» далее (см. с. 151).

Не было принято обсуждавшееся уже на предыдущем XV МБК (Токио, 1993 г.) предложение о предоставлении статуса защищаемых названий всем названиям, включенным в так называемые списки «Названия текущего употребления» («Names in current use», NCU). Соглас-

по этому положению, защищаемое название должно рассматриваться, как если бы оно было законсервировано против более ранних омонимов и не включенных в список конкурирующих синонимов. Следует напомнить, что концепция NCU (Hawksworth, Greuter, 1989a,b; Greuter, 1991 a—d, и др.) была разработана в период между Берлинским (1987 г.) и Токийским (1993 г.) конгрессами. Она получила освещение и в нашей печати (Жилин, 1995; Егорова, 1996, 1999). После широкой и бурной дискуссии предложение («15 bis») о номенклатурной защите названий таксонов, включенных в списки NCU, не было принято Токийским конгрессом (Greuter et al., 1994). Ожидалось, что оно получит одобрение на Конгрессе в Сент-Луисе. Однако уже при предварительном почтовом голосовании это предложение получило 74 % отрицательных голосов. Посредством голосования оно было отвергнуто Номенклатурной секцией.

Не нашло поддержки при предварительном почтовом голосовании предложение **L. Craven** об изменении текста статьи 36.1. Согласно этому предложению, начиная с 1 января 2000 г. название нового таксона как неископаемых, так и ископаемых растений, для того чтобы быть действительно обнародованным, должно сопровождаться описанием или диагнозом на английском языке или ссылкой на ранее и эффективно обнародованное английское описание или диагноз. Предложение L. Craven получило 95 % отрицательных голосов и, согласно регламенту, считается непринятым.

Заметим, что аналогичное предложение, но допускающее возможность применения английского языка наравне с латинским при составлении оригинальных описаний или диагнозов, вызвало оживленную дискуссию на XV МБК в Токио, но при карточном голосовании оно не было принято со значительным перевесом отрицательных голосов (McNeill, 1993; Greuter et al., 1994).

Не было принято предложение **G. Zijlstra** (предложение С, статья 11.2 bis), получившее при предварительном почтовом голосовании 94 % отрицательных голосов. Оно состояло в том, что если название, обнародованное в XVIII или XIX вв., не употреблялось в течение XX столетия, то оно начиная с 1 января 2000 г. не должно вводиться в употребление, и такое nomen oblitum (забытое название) не может использоваться и в качестве базионима.

Не прошло на Номенклатурной секции предложение **B. Mackinder** и **E. Nic Lughadha** о введении в Кодекс, в статью 14, нового правила, которое разрешило бы консервацию любого названия независимо от его ранга. Напомним, что, согласно действующему Кодексу, консервации подлежат только названия семейств, родов и видов. Как показал анализ бюллетеней предварительного голосования (Barrie, Greuter, 1999), за данное предложение проголосовало 52 % европейских ботаников, против него — 93 % американских ботаников.

Очень долго обсуждалось на Секции предложение **P. Trehane** об изъятии из Кодекса раздела «Приложение I. Названия гибридов» и включении в основную часть Кодекса нового раздела (Section «5 bis») — «Названия гибридов и прививочных химер». Было решено передать это предложение в Специальный комитет по гибридам, чтобы всесторонне изучить его к следующему Конгрессу.

После продолжительного обсуждения и голосования посредством карточек не прошло предложение P. Trehane о введении в Кодекс (в статью 23.1) правила о том, что видовой эпитет следует писать с маленькой начальной буквы. Таким образом, рекомендация ныне действующего Кодекса (совет 60 F) о написании видовых и внутривидовых эпитетов с маленькой буквы не перешла в категорию правил.

Не прошло на Номенклатурной секции предложение **С. Г. Жилина**, **C. Jeffrey**, **А. В. Хваля** и **С. А. Тахтаджяна**, касающееся образования эпитета от женской фамилии, происходящей от соответствующей мужской фамилии (т. е., например, от женской фамилии *Пояркова*, происходящей от мужской фамилии *Поярков*). Авторы этого предложения полагают, что эпитет в форме существительного в родительном падеже, образованный от таких женских фамилий, как *Пояркова*, должен иметь форму *pojarkoviae*, а не *pojarkovae*, как предписано Токийским и более ранними Кодексами. В процессе обсуждения предложения было высказано мнение, что происхождение фамилии не должно приниматься во внимание при образовании от нее эпитета и последний следует образовывать в соответствии с действующими правилами. Все присутствующие единогласно проголосовали против данного предложения. Можно думать, что теперь прекратятся многолетние споры между нашими отечественными систематиками о том, следует или нет вставлять букву *-i-* перед окончанием *-ae* в эпитетах, образованных от женских фамилий, оканчивающихся на *-a*. Что касается уже существующих эпитетов, аналогичных

эпитету *pojarkoviae*, то, по мнению W. Greuter, высказанному в беседе со мной, буква *-i-* должна быть изъята из них, так как она была вставлена в нарушение правил.

Не получил поддержки членов Номенклатурной секции ряд предложений **D. Hawksworth** о введении в Кодекс новых номенклатурных терминов взамен существующих, широко употребляемых и хорошо устоявшихся терминов. В частности, были предложены термины «precedence» или «date» вместо «priority» (приоритет), «established name» (установленное название) вместо «validly published name» (действительно обнародованное название), «accepted name» (принятое название) вместо «correct name» (правильное название), «acceptable name» (приемлемое название) вместо «legitimate name» (законное название), «name-bearing type» (название-несущий тип) вместо «nomenclatural type» (номенклатурный тип). Заметим, что все предлагаемые термины включены в «Проект Биокодекса» (Greuter et al., 1996, 1998; Гройтер и др., 1997). Но 3 термина прошли: «replacement name» (заменяющее название, т. е. nomen novum), «homotypic synonym» (гомотипный синоним) и «heterotypic synonym» (гетеротипный синоним), которые будут использоваться наряду с такими терминами ныне действующего МКБН, как «avowed substitute» (он переводится на русский язык как «признанная замена», «прямая замена» или «заменяющее название»), «nomenclatural synonym» (номенклатурный синоним) и «taxonomic synonym» (таксономический синоним) соответственно. Следует заметить, что термины «гомотипный синоним» и «гетеротипный синоним» уже достаточно широко используются в таксономической практике в особенности среди специалистов по низшим растениям.

Долго дискутировалось и уточнялось и наконец получило необходимое для принятия число голосов предложение Комитета по лектотипификации, существенно дополняющее статью 8.1. Оно включает в себя важное для типификации определение понятия «экземпляр», которое поясняют 4 примера. Приводим здесь текст этой статьи, который может быть несколько изменен при подготовке нового издания МКБН.

> Согласно статье 8.1, тип (голотип, лектотип или неотип) названия вида или внутривидового таксона — это единственный экземпляр, хранящийся в одном гербарии или учреждении, или иллюстрация. Экземпляр — это сбор или часть сбора одного вида или внутривидового таксона, собранные в одно и то же время. Экземпляр может состоять из единственного растения, частей одного или нескольких растений или из многочисленных мелких растений. Экземпляр обычно смонтирован на одном гербарном листе или в эквивалентном препарате, таком как коробка, пакет, банка или предметное стекло. Экземпляр может быть представлен больше чем в одном препарате,[2] если все его части ясно этикетированы как являющиеся частью одного и того же экземпляра. Многочисленные препараты из одного сбора, но которые неясно этикетированы как части единственного экземпляра, являются дубликатами независимо от того, послужило ли источником для них одно растение или более чем одно.

Был принят ряд предложений, главным образом от Комитета по лектотипификации, регламентирующих выбор лектотипа и неотипа. Следующее дополнение к статье 9.9 расширяет возможности выбора лектотипа.

> «Если не имеется ни изотипа, ни синтипа или изосинтипа (дубликата синтипа), то лектотип должен быть выбран из паратипов, если таковые существуют. Если не имеется ни изотипа, ни синтипа, ни изосинтипа, ни паратипа или изопаратипа (дубликата паратипа), то лектотип должен быть выбран из нецитированных экземпляров и цитированных или нецитированных иллюстраций, которые составляют оставшийся первоначальный материал, если таковой существует. Если не имеется никакого первоначального материала, то может быть выбран неотип».

Получили поддержку при голосовании 2 новые даты, связанные с лектотипификацией и неотипификацией. Статьи, в которые войдут эти даты, будут иметь такой текст.

> 1) Начиная с 1 января 2001 г. лектотипификация или неотипификация названия вида или внутривидового таксона не является действительной, если при типификации не был использован термин лектотип или неотип, или его сокращенная форма, или его эквивалент в современном языке.
>
> 2) Начиная с 1 января 2001 г. лектотипификация или неотипификация названия вида или внутривидового таксона не является действительной, если типификация не сопровождается фразой «здесь обозначен» («here designated») или ее эквивалентом.
>
> Заметим, что в наших таксономических работах в качестве эквивалента используется латинское выражение hoc loco или, чаще, его сокращенная форма h. l.

---

[2] Имеется в виду препарат как в значении собственно препарата, так и в значении гербарного листа.

Приведем содержание еще одного принятого предложения по типификации, принадлежащего **R. Brummitt**. Оно вводит в Кодекс новую статью 9.15.

> «Если был сделан выбор лектотипа или неотипа, но позднее оказалось, что этот выбор относится к более чем одному экземпляру одного сбора, то выбор должен быть принят, но в пределах впервые выбранного материала может быть сделан дальнейший выбор с целью ограничения лектотипификации или неотипификации единственным экземпляром».

На Конгрессе в Сент-Луисе были обсуждены и приняты 3 предложения Комитета по лектотипификации, касающиеся эпитипа. Заметим, что эта категория типа впервые появилась в статье 9.7 Токийского кодекса (International..., 1994; Международный..., 1996) (комментарии по поводу эпитипа даны в моей работе: Егорова, 1996, стр. 6—7).

В этих предложениях говорится о том, что: а) необходимо следовать автору, который первым обозначил эпитип, другой же эпитип может быть обозначен, если первоначальный эпитип был утерян или уничтожен; б) обозначение эпитипа не является действительным, если не указан гербарий или учреждение, в котором он хранится, или не приведена полная и прямая библиографическая ссылка в случае, если эпитипом является опубликованная иллюстрация.

Ряд принятых предложений (их автор **J. Reveal**) относится к номенклатуре таксонов в ранге выше семейства. Эти предложения вносят дополнения в статью 16.1. Согласно одному из них, на наш взгляд наиболее важному, автоматически типифицируемые названия таксонов в ранге выше семейства, основанные на незаконных родовых названиях, являются законными, если законсервировано название соответствующего семейства. Например, названия *Caryophyllidae* Takht., *Caryophyllanae* Takht. и *Caryophyllales* Perleb. являются законными, поскольку сем. *Caryophyllaceae* законсервировано, хотя его тип, *Caryophyllus* Mill. 1754, non L. 1753, является незаконным названием.

Получили одобрение Номенклатурной секции следующие 2 предложения W. Greuter, касающиеся названий подразделений рода и внутривидовых таксонов. Эти предложения вводят новые параграфы в статьи 22 и 27.

> 1) Эпитет в названии подразделения рода не может повторять в неизмененном виде родовое название, если последнее название является незаконным.
>
> 2) Эпитет в названии внутривидового таксона не может повторять в неизмененном виде эпитет видового названия, если последнее название является незаконным.

Члены Секции положительно проголосовали за предложение Комитета по лектотипификации о введении в Кодекс, в раздел «Названия видов» (в статью 23), нового Примечания, согласно которому эпитет, являющийся существительным в именительном падеже, сохраняет свой собственный грамматический род и форму склонения (если таковая имеется), а эпитет, являющийся существительным в родительном падеже, сохраняет свое собственное число и грамматический род. Содержание данного Примечания поясняют 3 примера.

> 1) В названии *Sapium laurocerasus* Desf. («*laurocerasum*») эпитет является существительным, происходящим от родового названия *Laurocerasus*, поэтому его окончание *-us* должно быть сохранено независимо от грамматического рода родового названия, с которым комбинируется данный эпитет.
>
> 2) В названии *Masdevallia echidna* Rchb. f. эпитет является названием животного. При переносе вида в род *Poroglossum* эпитет был оставлен неизмененным — *P. echidna*.
>
> 3) Название *Convolvulus cantabrica* не может быть изменено на *C. cantabricus*, поскольку эпитет «*cantabrica*» является долиннеевским родовым названием, использованным как существительное в приложении.

Принятое примечание и примеры весьма актуальны, так как они устраняют нередко возникающие в таксономической практике вопросы о «несогласованности» окончаний родового названия и связанного с ним видового эпитета.

После продолжительного обсуждения было одобрено предложение **G. Zijlstra** и **R. Brummitt** к статье 33.2, касающееся действительного обнародования новой комбинации, при которой нет никакой ссылки на базионим. Согласно этому предложению (текст его еще будет уточнен), если не приведено никакой ссылки на базионим, но эпитет, который ранее появился как часть действительно обнародованного названия в близком таксономическом положении, принимается в новой комбинации, которая, вероятно, была применена к тому же самому таксону, то сделанная комбинация может рассматриваться как действительно обнародованная, если только

она не была действительно обнародована как название нового таксона. Это сложное для понимания положение будет в новом Кодексе проиллюстрировано примерами.

Были приняты предложения **W. Greuter** (к статье 33.3), уточняющие и дополняющие правила о том, в каких случаях ошибки при цитировании базионима или заменяемого синонима, включая неправильное цитирование автора, не делают новую комбинацию или заменяющее название (nomen novum), обнародованные начиная с 1 января 1953 г., недействительно обнародованными. Эти случаи следующие: a) если название, приведенное в качестве базионима или заменяемого синонима, было действительно обнародовано раньше, чем в цитируемой публикации, но в ней нет ссылки на такое более раннее обнародование, а условия для действительного обнародования выполнены в этой публикации независимо: b) если неправильное цитирование места действительного обнародования базионима или заменяемого синонима объясняется более поздней номенклатурной исходной датой для соответствующей группы, в особенности изменением исходной даты для некоторых грибов на более раннюю; c) если предложенная новая комбинация оказалась бы действительным обнародованием (законным или незаконным) нового названия — nomen novum; d) если предложенная новая комбинация или nomen novum оказались бы действительно обнародованным названием нового таксона. Варианты b, c и d легче понять с помощью примеров 7 и 9 в статье 33, имеющихся в Токийском кодексе (International..., 1994; Международный..., 1996), но в новом издании Кодекса будут и другие примеры.

Принят предложенный Комитетом по лектотипификации новый (по сравнению с Токийским кодексом) вариант статьи 37.3, в котором четко определено, что следует считать указанием типа названия вида или внутривидового таксона. Согласно принятой статье, применительно к названию нового вида или внутривидового таксона цитирование единственного сбора или иллюстрации считается указанием типа (но см. статью 37.4). Цитирование только места сбора без конкретной ссылки на сбор не является, однако, указанием типа. Требуется цитирование фамилии коллектора, и (или) коллекционного номера, и (или) коллекционной даты, и (или) ссылка на какую-либо другую деталь типового сбора. Одобрены также 2 примера, поясняющие данную статью.

Секцией было одобрено предложение **W. Greuter** заменить всю статью 58, представив ее в виде одного параграфа вместо 3 в Токийском кодексе. Согласно этой статье в ее новой редакции, эпитет в незаконном названии может, если он пригоден, употребляться в другой комбинации в том же самом или другом ранге, если не имеется никакого другого пригодного эпитета в названии, имеющем приоритет в данном ранге. Образующееся тогда новое название рассматривается или как nomen novum с тем же самым типом, как и у незаконного названия (см. также статью 7.5 и статью 33, примечание 2), или как название нового таксона с другим типом. Приоритет нового названия не определяется датой обнародования незаконного названия. Рассматриваемая статья не вводит нового правила, а значительно упрощает понимание уже существующего, но сложно сформулированного в Токийском кодексе положения об употреблении эпитета незаконного названия для образования нового названия. Следует пояснить, что термин «комбинация» в приведенном выше тексте использован не в значении «combinatio nova», а в значении сочетания родового названия с одним или двумя эпитетами (см. статью 6.7). В связи с рассмотрением статьи 58 уместно отметить, что образование nomen novum с использованием эпитета незаконного названия является менее известной номенклатурной акцией, чем nomen novum, обнародуемый в качестве замены более позднего омонима, или когда при переносе эпитета в другой род мог бы образоваться более поздний омоним или недействительно обнародованное название. Во всех случаях названия, являющиеся nomen novum, типифицируются типом исходного названия.

Помимо предложений по изменению Кодекса, содержащихся в «Synopsis...», на Номенклатурной секции обсуждались и голосовались предложения, поступавшие от ее участников непосредственно во время заседаний. Из принятых предложений такого рода (текст их имеется в статье F. Barrie и W. Greuter, 1999) приведем предложения, выдвинутые J. Skog от имени группы палеоботаников, присутствующих на Секции. В этих предложениях вводится новый номенклатурный термин «морфотаксон» («morphotaxon») в статью 3.4 (вместо термина «формальный род» — «forma-genus»), дается его определение в новом примечании в статье 3 («...морфотаксон — это ископаемый таксон, основанный на отдельной форме или структуре, стадии жизнен-

ного цикла или типе сохранения») и формулируется новая статья 11.1 bis. Согласно последней, ископаемые таксоны могут рассматриваться как морфотаксоны, если в номенклатурных целях они включают в себя только те части, стадии жизненного цикла или типы сохранения, которые представлены соответствующими номенклатурными типами. Названия морфотаксонов в целях приоритета конкурируют только с названиями, основанными на ископаемом типе, представляющем ту же самую часть, стадию жизненного цикла или тип сохранения. Следует заметить, что приведенные предложения поступили вскоре после того, как было отозвано предложение **W. Chaloner**. Последнее по сути не отличается от такового J. Skog, но для ископаемых таксонов, о которых идет речь, W. Chaloner употребляет используемый зоологами и включенный в проект Биокодекса (Greuter et al., 1998) термин «паратаксон», встретивший возражения у палеоботаников.

Таковы, на мой взгляд, основные решения Номенклатурной секции XVI МБК, принятые по предложениям об улучшении Кодекса. Все номенклатурные предложения, одобренные Секцией, войдут в новое издание Кодекса в качестве новых статей, примечаний, примеров и советов или модифицированных вариантов всех названных частей пока еще действующего Токийского кодекса (International..., 1994).

Для подготовки и издания Сент-Луисского кодекса Секция утвердила Редакционный комитет из 12 членов, включая председателя комитета W. Greuter, выбранного в соответствии с регламентом на предыдущем Токийском конгрессе в 1993 г. Выход в свет нового Кодекса ожидается во 2-й половине 2000 г.

Главным докладчиком (Rapporteur-général) по номенклатурным предложениям к следующему XVII МБК, который должен состояться в 2005 г. в Вене, был выбран **J. McNeill**.

Номенклатурная секция одобрила все рекомендации постоянных Номенклатурных комитетов, касающиеся консервации и отвержения таксонов в ранге рода и вида. Эти рекомендации принимались членами Номенклатурных комитетов посредством голосования в период между XV и XVI МБК и периодически публиковались секретарями комитетов в журнале «Taxon». Новые консервируемые и отвергаемые названия войдут в новое издание Кодекса.

Секция проголосовала за персональный состав 7 постоянных Номенклатурных комитетов (Генеральный комитет, Комитеты по семенным растениям, папоротникообразным, мохообразным, грибам, водорослям и ископаемым растениям), которые были переизбраны на 6-летний срок, до следующего МБК в 2005 г. Перед голосованием участникам были розданы списки избираемых членов. Списки были зачитаны, кроме того, секретарями всех Комитетов. Данные о составе последних имеются в статье F. Barrie и W. Greuter (1999). Из российских ботаников в эти Комитеты вошли 3 сотрудника БИН РАН (LE): в Генеральный комитет — **Ю. Л. Меницкий**, в Комитет по семенным растениям — **Т. В. Егорова**, в Комитет по водорослям — **К. Л. Виноградова**.

Помимо названных выше Комитетов Секция утвердила 5 Специальных комитетов (по лектотипификации, гибридам, орфографии, гармонизации номенклатуры и комитет по NCU — названиям текущего использования), которые должны будут изучить предложения по изменению Кодекса, переданные им Номенклатурной секцией, и дать рекомендации по этим предложениям к следующему XVII МБК.

Следует сказать, что в начале 1999 г. членами Международной ассоциации по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy, IAPT) путем почтового голосования по бюллетеням было избрано новое руководство этой организации. Президентом ее стал **G. Prance** (Великобритания), секретарем — **T. Stuessy** (Австрия). Они сменили на этих высоких постах **D. Nicolson** (США) и **W. Greuter** (Германия) соответственно. На предпоследнем заседании Номенклатурной секции новые секретарь и президент IAPT выступили с речами (текст их приведен в статье F. Barrie и W. Greuter (1999)), в которых, в частности, сердечно поблагодарили своих предшественников за их большую многолетнюю работу в IAPT, объединяющей ботаников-таксономистов всего мира. Участники Секции выразили свою признательность всем бывшим лидерам IAPT громкими продолжительными аплодисментами. T. Stuessy сказал, что занять место секретаря IAPT после W. Greuter — высокая честь. В связи с этим нельзя не отметить, что на банкете Номенклатурной секции W. Greuter преподнесли огромных размеров адрес, в котором была высоко оценена его деятельность как Генерального секретаря IAPT, редактора журнала «Taxon» и Международных кодексов ботанической номенклатуры, главного

докладчика по номенклатурным предложениям на МБК в Токио (1993 г.) и Сент-Луисе (1999 г.), председателя OPTIMA (Organization for the Phyto-Taxonomic Investigation of the Mediterranean Area) и редактора издания «Med-Checklist».

На заключительном заседании Номенклатурной секции **D. Nicolson** зачитал печальный список лиц, которых потеряла IAPT за время между XV и XVI МБК.

Все решения Номенклатурной секции были утверждены XVI Международным ботаническим конгрессом принятием резолюции № 1 на пленарном заседании 7 августа 1999 г.: «XVI Международный ботанический конгресс постановляет, что решения Номенклатурной секции, вынесенные ею в течение заседаний 26—30 июля в отношении Международного кодекса ботанической номенклатуры, а также назначения должностных лиц и членов номенклатурных комитетов должны быть приняты».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гройтер В., Хоксворт Д. Л., Мак-Нил Д. и др. Проект Биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. Третья версия проекта, рассмотренная на заседании Комитета в Эгеме (Соединенное королевство) 8—10 марта 1996 г. / Пер. с англ. Т. В. Егоровой и М. В. Агабабян. СПб., 1997. 52 с.

Егорова Т. В. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятом Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь, 1993 г.» // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 1—12.

Егорова Т. В. Об аккредитованном статусе Ботанического журнала // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 1—2.

Егорова Т. В. Проект Биокодекса и традиционная ботаническая номенклатура // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 1—9.

Егорова Т. В., Гельтман Д. В., Губанов И. А. и др. По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидси о регистрации названий растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 154—157.

Жилин С. Г. О некоторых насущных проблемах номенклатуры растений // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 78—86.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь, 1993 г. / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Турланд Н., Дэвидси Г. Регистрация названий растений — нежелательная, излишняя и неработоспособная система // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 149—153.

Anderson W. R., Buck W. R. Registration of names // Brittonia. 1998. Vol. 50. N 4. P. 428—429.

Barrie F., Greuter W. XVI International Botanical Congress: pleliminary mail vote and report of Congress action on nomenclature proposals // Taxon. 1999. Vol. 48. N 4. P. 771—784.

Borgen L., Greuter W., Hawksworth D. L. et al. Announcing a test and trial phase for registration of new plant names (1998—1999) // Taxon. 1997. Vol. 46. N 4. P. 811—814.

Brummitt R. K. Commentary. A critique of some recent developments in plant nomenclature // Syst. Bot. 1999. Vol. 24. N 1. P. 108—115.

Eggli U. Why we don't need registration? // Taxon. 1998. Vol. 47. N 4. P. 963—965.

Egorova T. V., Geltman D. V., Gubanov I. A. et al. On the paper by N. Turland and G. Davidse: «Registration of plant names: undesirable, unnecessary, and unworkable» // Taxon. 1999. Vol. 48. N 5. P. 413—416.

Greuter W. Draft lists of NCU: a call for cooperation and comments // Taxon. 1991a. Vol. 40. N 2. P. 339—340.

Greuter W. Draft lists of NCU: first progress report // Taxon. 1991b. Vol. 40. N 3. P. 521—524.

Greuter W. Merxmuller's legacy and the NCU principle // Regn. Veg. 1991c. Vol. 123. P. 209—215.

Greuter W. Proposals to amend the Code, and report of Special Committee 6 B. Provisions for granting nomenclatural protection to listed names in current use // Taxon. 1991d. Vol. 40. N 4. P. 669—677.

Greuter W., Hawksworth D. L. Synopsis of proposals on botanical nomenclature — St. Luis 1999. A review of the proposals concerning the International code of botanical nomenclature submitted to the XVI International Botanical Congress // Taxon. 1999. Vol. 48. N 1. P. 69—128.

Greuter W., Hawksworth D. L., McNeill J. et al. Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms // Taxon. 1996. Vol. 45. N 2. P. 349—372.

Greuter W., Hawksworth D. L., McNeill J. et al. Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms // Taxon. 1998. Vol. 47. N 1. P. 127—150.

Greuter W., McNeill J., Barrie F. Report on Botanical nomenclature — Yokohama 1993 // Englera. 1994. Vol. 14. P. 5—265.
Greuter W., Raab-Straube E. von. Registration progress report, 1 // // Taxon. 1998. Vol. 47. N 3. P. 497—502.
Hawksworth D. L., Greuter W. Improvement of stability in biological nomenclature // Biol. Int. 1989a. Vol. 19. P. 5—11.
Hawksworth D. L., Greuter W. Report of the first meeting of a working group on Lists of names in current use // Taxon. 1989b. Vol. 38. N 1. P. 142—148.
International code of botanical nomenclature (Tokyo code) adopted by the Fifteenth International Botanical congress (Yokohama, August—September 1993). Königstein, 1994. 389 p. (Regn. Veg. Vol. 131).
McNeill J. XV International Botanical Congress: pleliminary mail vote and report of Congress action on nomenclature proposals // Taxon. 1993. Vol. 42. N 4. P. 907—922.
Raab-Straube E. von. Registration progress report, 2, with a comment on censorship // Taxon. 1999. Vol. 48. N 2. P. 407—412.
Smith G. F., Germishuizen G. Progress with the trial phase for registration of new plant names // Sabonet News. 1998. Vol. 3. N 3. P. 1—4.
Turland N., Davidse G. Registration of plant names: undesirable, unnecessary and unworkable // Taxon. 1998. Vol. 47. N 4. P. 957—962.
Wilson K. L. Registration as positive step // Taxon. 1997. Vol. 46. N 4. P. 811.

© *Т. В. Егорова*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 20 I 2000

УДК 0.61.3 (100) : 581.526.42

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ЛЕСА И ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ», ПОСВЯЩЕННАЯ ПАМЯТИ Б. П. КОЛЕСНИКОВА

Yu. I. MANKO, G. A. GLADKOVA. INTERNATIONAL CONFERENCE «FOREST AND REFORESTATION PROCESS IN THE FAR EAST» DEDICATED TO THE MEMORY OF B. P. KOLESNIKOV

В г. Владивостоке 23—25 августа 1999 г. состоялась Международная конференция «Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке», посвященная 90-летию со дня рождения выдающегося исследователя лесов Дальнего Востока, одного из основателей генетического направления в лесоведении, члена-корреспондента РАН, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки России Б. П. Колесникова (1909—1980).

Конференция была организована Биолого-почвенным институтом ДВО РАН при участии Приморского отделения РБО и при поддержке Президиума ДВО РАН, Экологического фонда Приморского края, Государственного комитета по охране окружающей среды Приморского края, Приморского управления лесами, ОАО «Тернейлес» и ОАО «Приморсклеспром». В конференции приняли участие около 100 отечественных ученых и специалистов из городов Владивостока, Уссурийска, Хабаровска, Красноярска и других мест, в их числе представители администрации края, Федеральной службы лесного хозяйства, ученые из институтов ДВО РАН (Горнотаежной станции, Тихоокеанского института географии, Ботанического сада-института, Института экономических исследований, Института биологии моря), Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства, Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Дальневосточного государственного университета и Института лесного и лесопаркового хозяйства Приморской государственной сельскохозяйственной академии. В работе конференции приняли участие ученые из Японии, Республики Корея, Германии и Швейцарии.

Конференция открылась докладом **Ю. И. Манько** (Владивосток), в котором были освещены основные вехи жизненного пути Б. П. Колесникова и оценен вклад этого ученого в познание лесов и в целом природы Дальнего Востока. Особое внимание было обращено на непреходящее значение работ Б. П. Колесникова, связанных с теорией лесообразовательного процесса и классификацией растительности. На примере материалов, взятых из монографических работ дальневосточного периода деятельности Колесникова, были продемонстрированы подходы к изучению лесообразовательного процесса у древесных пород с разной экологией и разной длительностью жизненного цикла. Конспективно рассмотрен вклад этого ученого в изучение растительного покрова Дальнего Востока и закономерностей его размещения, в дендрологию и систематику растений, в вопросы комплексного использования древесного и недревесного сырья и в целом в рациональное природопользование, в подготовку кадров и т. д.

В докладе начальника Приморского управления лесами **А. И. Приходько** были приведены последние данные о состоянии лесного фонда в Приморском крае и освещены проблемы лесопользования и лесовосстановления на современном этапе.

А. П. Сапожников (Хабаровск) рассмотрел лесообразовательный процесс в связи с антропогенной трансформацией лесов и естественной эволюцией лесных почв. Он показал взаимосвязь лесообразовательного и почвообразовательного процессов и их специфику в различных условиях.

Сатору Коджима (Япония) познакомил участников конференции с выделенными им на Камчатке биогеоклиматическими зонами, которые он сравнил с зонами на сопредельных территориях (о-в Хоккайдо, Канада).

А. С. Шейнгауз (Хабаровск) остановился на парадигме устойчивого природопользования и путях организации такого пользования на российском Дальнем Востоке.

Сингеографическим исследованиям растительности умеренно-прохладных лесов в Корее посвятил свой доклад **Джон Вон Ким** (Республика Корея).

Применение идей географо-генетической типологии при классификации темнохвойных лесов из ели аянской продемонстрировал **Ю. И. Манько**. Он охарактеризовал основные таксономические единицы классификации, показал их соподчиненность и обратил внимание на возможность отражения динамичности лесного покрова при использовании принципов классификации Ивашкевича—Колесникова.

В блестящем по форме и по содержанию докладе **Дитрих Шмидт-Фогт** (Германия) охарактеризовал лесообразовательные процессы в горах муссонной Азии.

С содержательным докладом о современных тенденциях и особенностях лесообразовательного процесса в криолитозоне выступил **А. П. Абаимов** (Красноярск), вскрывший ведущие факторы лесообразования и влияние на этот процесс лесных пожаров.

Разработке проблемы классификации современных лесообразовательных процессов посвятил свой доклад старейший лесовод Дальнего Востока **В. А. Розенберг** (Владивосток). Он представил вариант классификации для лесов с преобладанием и участием кедра корейского. Выделены классы, подклассы, группы типов и типы лесообразовательных процессов.

Т. А. Комарова (Владивосток) представила классификацию лесов Южного Сихотэ-Алиня с использованием индикационных методов, основанную на обширном фактическом материале. На основе трехкратной сортировки геоботанических описаний по энтопическим параметрам, а также по признакам самой растительности построена иерархическая система классификационных единиц. Схема включает 13 типов леса и 8 вариантов, 3 формации и 2 климатических комплекса.

Классификацию подгольцовых лесов и редколесий Буреинского нагорья на основе понятия «жизненная форма растительности» продемонстрировал **С. В. Осипов** (Владивосток); им приведены синтаксоны 3 рангов: класс формаций, группа формаций, группа ассоциаций.

Д. В. Будзан (Уссурийск) привел сведения о состоянии и динамике кедрово-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня; на конкретных материалах он показал постоянное сокращение площади под кедрово-широколиственными лесами в результате хозяйственной деятельности и влияния пожаров.

Оригинальную точку зрения на динамику кедрово-широколиственных лесов, основанную на анализе материалов ревизий постоянных пробных площадей, изложил **А. И. Кудинов** (Уссурийск): по его мнению, в Южном Приморье во многих случаях отмирающее поколение кедра не

сменяется новым, а господство в древостое переходит к другим породам; лишь после воздействия сильных лесоразрушительных факторов кедр снова поселяется на этой территории.

В докладе **Б. С. Петропавловского** с соавт. (Горнотаежное) были освещены итоги изучения усыхания пихтово-еловых лесов в верховьях р. Большая Уссурка.

О внутривидовых формах ели аянской, до настоящего времени слабо изученных, доложил **В. В. Татаринов** (Владивосток). Им были поставлены задачи изучения механизмов накопления и отбора различных фенотипов и форм этого вида.

Г.-Р. Вальтер (Швейцария) затронул в своем выступлении изменения в лесных экосистемах Центральной Европы, произошедшие за последние 30 лет. Повышенное поступление азотных соединений приводит к возрастанию в растительном покрове роли видов-нитрофилов; увеличение возраста леса сопровождается снижением участия видов-мезофилов. Отмечено также повышение роли термофильных широколиственных пород, однако остается неясным, связано ли это с изменением климатических условий.

Структурно-функциональной организации лесных экосистем и происходящим в них биогеоценотическим процессам были посвящены доклады **В. И. Будзана, Д. В. Будзана** (Уссурийск), **В. С. Грека** (Хабаровск), **В. И. Ознобихина** (Владивосток).

А. С. Жильцов (Владивосток) рассмотрел гидрологическую роль хвойно-широколиственных лесов (формирование своеобразных почв, влияние на атмосферные осадки, промерзание почв, время склонового добегания атмосферной влаги, максимальные модули стока, его подземную составляющую) и изменение ее под влиянием промышленных лесозаготовок.

Н. С. Шихова (Владивосток) осветила некоторые итоги эколого-фитоиндикационных исследований в природных лесных экосистемах с повышенным содержанием бора в горных породах, а также на территории, прилегающей к центру техногенного загрязнения экосистем этим элементом. Выявлена индикаторная группа видов растений, характеризующих борное рудопроявление, определены виды-концентраторы бора и изучены реакции растений на высокое содержание бора.

В. С. Аржанова (Владивосток) подошла к оценке почвенного покрова с позиций биогеохимических процессов в горно-лесных экосистемах Сихотэ-Алиня. В зависимости от высотного положения и характера растительности рассмотрены зольность опада, содержание и миграция биогенных элементов. Обращено внимание на случаи несоответствия строения почвенного профиля современной растительности.

На конференции была заслушана серия докладов, в которых освещены проблемы, связанные с физиологией, биохимией и систематикой лесных видов.

Ф. Н. Кудашова (Красноярск) показала, что техногенные загрязнения на юге Байкала приводят к нарушению азотного обмена в репродуктивной сфере пихты сибирской, что сопровождается снижением семенной продуктивности и деградацией пихтовых древостоев.

В. В. Стасова (Красноярск) рассмотрела влияние различных неблагоприятных условий роста на анатомические характеристики сосны обыкновенной и лиственниц сибирской и Гмелина.

В докладе **Е. Н. Муратовой** (Красноярск) приведены результаты кариосистематического изучения дальневосточных хвойных, позволяющие уточнить их систематическое положение и филогению.

Н. И. Блохина (Владивосток), рассмотрев ископаемые лиственницы Сихотэ-Алиня, предположила, что эта горная страна в позднем олигоцене стала вторичным центром видообразования лиственниц.

Проблемам адаптации древесных растений к соединениям серы (сульфатам) было посвящено выступление **Л. В. Козиной** (Владивосток). Она установила, что адаптивная способность древесных растений очень высока и проявляется на различных уровнях организации. В докладе **Т. П. Ореховой** (Владивосток) были рассмотрены пути сохранения генофонда основных лесообразующих пород в Приморском крае (отбор плюсовых деревьев и насаждений, создание генетических резерватов и постоянных лесосеменных участков).

З. М. Азбукина (Владивосток) в соавторстве с японскими коллегами познакомила присутствующих с основными видами ржавчинных грибов, развивающихся на дальневосточных соснах.

Всего на конференции было заслушано 39 докладов и представлено свыше 30 постерных докладов, бóльшая часть постеров была хорошо оформлена, к ним участники и гости конферен-

ции проявили большой интерес, и часть времени была уделена их обсуждению. В целом на конференции был обсужден широкий круг вопросов, связанных с лесообразовательными процессами в различных природных зонах. Остается сожалеть, что не все участники конференции, заявившие доклады (количество заявок превышало 150), смогли прибыть на конференцию, прежде всего по финансовым причинам.

Материалы конференции изданы, объем их превысил 32 авторских листа.

Завершилась конференция принятием решения, в котором указаны основные достижения в изучении лесов региона и намечены наиболее важные научные направления. Подчеркнуто, что дальневосточное лесоведение внесло существенный вклад в теорию лесообразовательного процесса, в познание девственных лесов и лесов, находящихся под влиянием современного вулканизма, в обоснование комплексного многоцелевого использования лесных ресурсов как непременного условия устойчивого природопользования. Вместе с тем отмечены негативные тенденции в развитии фундаментальной и отраслевой лесной науки в регионе (свертывание лесного опытного дела, закрытие лесных опытных станций, прекращение комплексных стационарных исследований, сокращение натурных лесоинвентаризационных работ, отсутствие современных приборов и оборудования и т. д.).

В числе важных научных направлений обращено внимание на необходимость разработки региональных стратегий неистощительного и непрерывного многоцелевого лесопользования, селекционно-генетическую оценку основных лесообразователей и отбор их наиболее ценных форм, развертывание общего и специализированного мониторинга лесов, создание региональных кадастров типов леса, углубленное изучение экологии и биологии основных лесообразователей и т. д.

Участники конференции считают возможным и необходимым разработку международных проектов по ведению лесного хозяйства в странах Азиатско-Тихоокеанского региона (АТР), по изучению лесных формаций и древесных пород, ареалы которых расположены на территории нескольких стран. Все участники высказались за необходимость периодического проведения совещаний, на которых целесообразно рассматривать отдельные проблемы лесоведения и лесоводства в регионе и странах АТР.

После конференции были организованы экскурсии по заливу Петра Великого с посещением о-ва Рейнике, в Артемовский лесхоз, в Уссурийский заповедник и Учебно-опытный лесхоз Приморской государственной сельскохозяйственной академии. С флорой островов залива Петра Великого ознакомили участников конференции директор Ботанического сада-института ДВО РАН **В. А. Недолужко** и сотрудник этого учреждения **А. П. Добрынин.** Блестяще провел экскурсии по Уссурийскому заповеднику и Учебно-опытному лесхозу **А. И. Кудинов.**

В целом все участники выразили мнение, что конференция позволила критически оценить состояние лесной науки в регионе и наметить важнейшие направления исследований на ближайшую перспективу.

© Ю. И. Манько, Г. А. Гладкова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 15 X 1999

УДК 58 (083.72) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

ОБ ОТМЕНЕ АККРЕДИТОВАННОГО СТАТУСА БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

T. V. EGOROVA. ON THE REMOVAL IN THE FUTURE OF THE ACCREDITED STATUS OF «BOTANICAL JOURNAL»

В апреле 1998 г. Международной ассоциацией по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy, IAPT) от имени ее Генерального секретаря W. Greuter в связи с предполагавшейся с 1 января 2000 г. обязательной регистрацией новых названий растений «Ботаническому журналу» был предоставлен аккредитованный статус, благодаря которому новые названия регистрировались бы Национальной службой регистрации в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) без участия их авторов, что значительно упростило бы процедуру регистрации (см.: Т. В. Егорова. Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 1—2). Для того чтобы о новом статусе «Ботанического журнала» было известно его авторам и читателям, на обратной стороне обложки журнала начиная с № 10 за 1998 г. печатался предложенный IAPT текст на английском и русском языках: «Accredited with the International Association for Plant Taxonomy for the purpose of registration of all new plant names» — «Аккредитован Международной ассоциацией по таксономии растений в целях регистрации всех новых названий растений». Заметим, что аккредитованный статус получили 207 журналов, издаваемых в разных странах мира (E. von Raab-Straube. Taxon. 1999. Vol. 48. N 2. P. 407—412).

Положение о регистрации новых названий растений как дополнительном условии их действительного обнародования было рассмотрено на Номенклатурной секции XV Международного Ботанического конгресса (МБК), состоявшегося в 1993 г. в Токио, и вошло в статьи 32.1, 32.2 и 45.2 ныне действующего «International code of botanical nomenclature (Tokyo code)» (1994) («Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)». СПб., 1996). Это положение должно было бы вступить в силу только в случае его утверждения XVI МБК в 1999 г. в США, в г. Сент-Луисе. Но Номенклатурной секцией XVI МБК, заседавшей с 26 по 31 июля 1999 г., предложение о регистрации не было принято. Поэтому IAPT в лице E. von Raab-Straube обратилось к редакторам аккредитованных журналов с просьбой снять с их обложек или титульных листов приведенный выше текст об аккредитации, с тем чтобы в случае благоприятного решения вопроса о регистрации новых названий растений в будущем вернуть его вновь.

Для того чтобы сделать информацию о новых названиях растений доступной для ботанической общественности, Номенклатурная секция XVI МБК приняла положения, которые составят 2 новых совета в новом, готовящемся в настоящее время издании «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Приводим здесь текст этих советов.

Совет 30В.1. Авторам настоятельно рекомендуется обнародовать новые названия и новые комбинации в периодических изданиях, регулярно публикующих статьи по таксономии растений, или посылать копии своих работ в соответствующие информационные (индексирующие, indexing) центры.

Совет 30С.1 Авторам и редакторам настоятельно рекомендуется перечислять номенклатурные новинки в резюме, реферате или в названии публикации.

Уже после Конгресса, в ноябре 1999 г. E. von Raab-Straube в официальных письмах IAPT редакторам периодических изданий сообщил адреса индексирующих центров, где будет собираться информация о новых названиях таксонов, и выразил надежду, что редакторы этих изданий будут посылать их в данные центры. Ниже приводятся адреса индексирующих центров:

Сосудистые растения
(Vascular plants)

Старый свет:	Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, UK
Новый свет:	Harvard University Herbaria, 22 Divinity Avenue, Cambridge, MA 02138, U.S.A.
Австралия:	Australian National Botanic Gardens, GPO Box 1777, Canberra, ACT 2601, Australia
Мхи (Bryophytes)	Missouri Botanical Gardens, PO Box 299, Saint Louis, MO 63166-0299, U.S.A.
Грибы (Fungi, incl. fossil fungi)	CABI Bioscience, International Mycological Institute, Bakehame Lane, Egham, Surrey TW20 9TY, UK
Водоросли и ископаемые растения (Algae and fossil plants)	Indexing centres under discussion. Berlin is maintaining the current system, at least until the end of 1999. Please continue sending relevant items to Berlin pending further notice.

© *Т. В. Егорова*,
член Международного Номенклатурного комитета
по семенным растениям,
председатель Номенклатурной секции РБО

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 5)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 5) Page

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 5) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 5. 1—152